

R 3835

~~Per 8 p 66~~

ISSN 0395-7217

Septembre 1983
Trimestriel

fascicule 3

BULLETIN

D'ÉCOLOGIE

MUSE. NAT. HIST. NAT.
FRANÇOIS-ROBERT
PARIS

SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE

(Reconnue d'utilité publique par décret du 31 mars 1976)

Bureau pour l'année 1982 :

Président : P. PESSON, 55 avenue Duquesne, 75007 Paris.

Vice-Présidents : J.C. LEFEUVRE, Laboratoire d'Évolution des Écosystèmes naturels et modifiés - Muséum National, 36, rue Geoffroy, Saint-Hilaire, 75231 Paris Cedex 05.

Z. MASSOUD, Laboratoire d'Écologie Générale, Muséum National, 4, avenue du Petit-Château, 91800 BRUNOY

Présidents honoraires : G. LEMÉE, P. GRISON, J.A. RIOUX, C. DELAMARE DEBOUTTEVILLE.

Secrétaire Général : Germaine RICOU, Laboratoire de Recherche sur les Écosystèmes prairiaux - INRA - 16, rue Dufay, 76100 ROUEN.

Secrétaire Général adjoint : P. BLANDIN, Laboratoire de Zoologie, École Normale Supérieure, 46, rue d'Ulm, 75230 Paris Cedex 05.

Trésorier : F. DE BEAUFORT, Secrétariat Faune Flore, Muséum National, 57, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05.

Trésorier adjoint : M. AMANIEU, Laboratoire d'Hydrobiologie, Université des Sciences et Techniques du Langue-doc, Place Eugène Bataillon, 34060 Montpellier Cedex.

Bulletin d'Écologie :

Directeur de la Publication : Secrétaire Général.

Fabrication du Bulletin : R. DAJOZ, Laboratoire d'Écologie Générale, Muséum National, 4, avenue du Petit-Château, 91800 BRUNOY.

Conseil pour l'année 1982 :

AMANIEU M. (adresse ci-dessus).

DE BEAUFORT F. (adresse ci-dessus).

BELLAN G., Station Marine d'Endoume, CNRS, rue Batteries des Lions, 13007 Marseille.

BLANDIN P. (adresse ci-dessus).

BOUDOURESQUE C., Laboratoire de Biologie Végétale, UER des Sciences de la Mer et de l'Environnement, Luminy - 70, route Léon Lachamp, 13288 Marseille Cedex 2.

BOURNAUD M., Département de Biologie animale et Écologie, Université Claude Bernard, 43, boulevard du 11 Novembre 1918, 69622 Villeurbanne Cedex.

CHARLES P.J., Station de Zoologie et de Biocoenotique Forestières, INRA - Ardon - 45160 Olivet.

COINEAU Y., Laboratoire des Arthropodes, Muséum National, 61, rue Buffon, 75, Paris Cedex 05.

DAJOZ R. (adresse ci-dessus).

DELAMARE-DEBOUTTEVILLE C., Laboratoire d'Écologie Générale, Muséum National, 4, avenue du Petit-Château, 91800 BRUNOY.

DECAMPS H., Centre d'Écologie des Ressources Renouvelables, 29, rue Jeanne-Marvig, 31055 Toulouse Cedex.

GEHU J.M., Faculté de Pharmacie, Université de Paris V, 4, avenue de l'Observatoire, 75006 Paris.

JARRY D., Laboratoire de Parasitologie, Institut de Botanique, rue Auguste-Broussonnet - 34060 Montpellier Cedex.

LAMOTTE M., Laboratoire de Zoologie, École Normale Supérieure, 46, rue d'Ulm, 75230 Paris Cedex 05.

LAUBIER L., CNEXO, 66, avenue de l'Éna, 75116 Paris.

LEBRETON P., Département de Biologie végétale, Service de Phytchimie et Phytosociologie, Université Claude Bernard, 43, boulevard du 11 Novembre 1918, 69622 Villeurbanne Cedex.

LEFEUVRE J.C. (adresse ci-dessus).

LEGAY J.M., Département de Biologie Générale et Appliquée, Laboratoire de Biométrie, Université Claude Bernard, 43, boulevard du 11 Novembre 1918, 69622 Villeurbanne Cedex.

LOSSAINT P., CNRS, CEPE Louis Emberger, route de Mende, BP 5051, 34033 Montpellier Cedex.

MASSOUD Z. (adresse ci-dessus).

OZENDA P., Laboratoire de Botanique et Biologie Végétale, Université de Grenoble, B.P. 53, Centre de Tri, 38041 Grenoble Cedex.

PESSON P. (adresse ci-dessus).

RAMADE F., Laboratoire de Zoologie, Université de Paris-Sud, 91405 Orsay Cedex.

RICOU G. (adresse ci-dessus).

RIOUX J.A., Laboratoire de Parasitologie, Institut de Botanique, rue Auguste Broussonnet, 34060 Montpellier Cedex.

TREHEN P., Station biologique de Paimpont, 35380 Plélan-le-Grand.

VANNIER G., Laboratoire d'Écologie Générale, Muséum National, 4, avenue du Petit-Château, 91800 BRUNOY.

Per-G-p. 86

Septembre 1983
Trimestriel

fascicule 3

MUSE. NAT. HIST. NAT.
PALAÉTOLOGIE
PARIS

BULLETIN D'ÉCOLOGIE

SOCIÉTÉ d'ÉCOLOGIE

Reconnue d'utilité publique par décret du 31 mars 1976

SECRÉTARIAT GÉNÉRAL

C/O Secrétariat «Faune Flore»
57, rue Cuvier, 75231 PARIS Cedex 05
Tél. 336.54.32

Publié avec le concours financier du Ministère de l'Environnement

Tome 14



Bibliothèque Centrale Muséum



33001004085404

Inu. 11 988

BULLETIN D'ÉCOLOGIE

— Tome 14 - 1983 - N° 3 — Septembre

SOMMAIRE

J. LEPART et J. ESCARRE. — La succession végétale, mécanismes et modèles. Analyse bibliographique.....	133
B. GILOT, M. PUECH, J. GIREL. — Les Culicidés exophiles et mammophiles dans le nord de l'Isère : Essai de cartographie à visée épidémiologique, à grande échelle, en période estivale	179
C. ARLÈS. — Une méthode de cartographie de l'irradiation directe solaire journalière	193
J.J. COLLICARD et G. CARLIER. — Paramètres relatifs à l'eau dans les feuilles de châtaigniers (<i>Castanea sativa</i> Mill.) de taillis du Bas-Dauphiné	201
Résumés de thèses	213
Analyses d'ouvrages.....	223

LA SUCCESSION VÉGÉTALE, MÉCANISMES ET MODÈLES : ANALYSE BIBLIOGRAPHIQUE

par Jacques LEPART* et Josep ESCARRE**

Mots-clés : succession, dynamique de la végétation, compétition, prédation, dissémination, perturbation, modèles de la succession.

PLAN

INTRODUCTION

I CONCEPTS ET DÉFINITIONS

II MÉTHODES D'ÉTUDE DE LA SUCCESSION

1. L'approche directe ou diachronique
2. L'approche indirecte ou synchronique

III MÉCANISMES DE LA SUCCESSION

1. Réaction des espèces sur le milieu et compétition
2. Compétition et facteurs de blocage
3. Phases de blocage et de sénescence
4. La prédation par les animaux
5. La dissémination
6. Les perturbations

IV MODÈLES DE SUCCESSION

1. Les modèles fonctionnels
2. Le modèle des matrices de transition
3. Le modèle de dynamique des systèmes
4. Le modèle basé sur les caractéristiques biologiques des plantes

V DISCUSSION

CONCLUSION

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Ce travail a été en partie réalisé dans le cadre du Programme Interdisciplinaire de Recherche sur l'Environnement (PIREN) du CNRS (PRI : «changements de l'environnement en milieu rural»; opération «Garrigues du Montpelliéraines»). Sa publication bénéficie du soutien financier du PIREN. Nos remerciements s'adressent plus particulièrement à J. BLONDEL, M. DEBUSSCHÉ, P. ISENMANN, G. LONG, H. MAZUREK, S. RAMBAL, L. TRABAUD (C.N.R.S.—C.E.P.E. et Écothèque), A. LACOSTE et B. SAUGIER (Université Paris XI) pour leurs commentaires ou critiques du manuscrit et leur aide dans la recherche bibliographique. Les opinions émises dans cet article n'engagent que les auteurs.

* Écothèque méditerranéenne, CNRS-CEPE, B.P. 5051 — 34033 MONTPELLIER Cedex.

** Département d'écologie générale, CNRS-CEPE, B.P. 5051 — 34033 MONTPELLIER Cedex et Laboratoire de Biologie végétale B, associé au CNRS (LA 121), Bât. 362, Université de Paris XI — 91405 ORSAY Cedex.

RÉSUMÉ

Le terme « succession » désigne le processus de colonisation d'un biotope par les êtres vivants et les changements dans le temps de la composition floristique et faunistique d'une station après qu'une perturbation ait détruit partiellement ou totalement l'écosystème préexistant ; les modifications du milieu sont prises en compte ; la perturbation peut être d'origine anthropique.

La notion de succession a joué et joue encore un rôle important dans l'histoire de l'écologie. Les conceptions de l'école de CLEMENTS furent longtemps dominantes et le modèle de succession autogénétique a été largement diffusé ; les espèces présentes à chaque étape de la succession modifient le milieu de telle sorte qu'il devient plus favorable à d'autres espèces qui vont s'installer, puis, par compétition, éliminer les premières ; toutes les successions d'un territoire convergeraient vers un climax unique, entièrement déterminé par le climat régional, et se produisant lorsque les modifications induites par la végétation sont plus favorables aux espèces en place qu'à toutes autres espèces. Les premiers travaux ont porté sur les successions primaires et sur la dynamique en l'absence de perturbations et ont généralement mis l'accent sur le stade final : le climax.

Malgré les critiques de quelques chercheurs, il faut attendre les deux dernières décennies pour que cette conception soit complètement remise en cause : la succession est maintenant analysée dans des milieux fortement artificialisés et, de plus en plus souvent, en termes de processus ou de mécanismes ; le remplacement est étudié aussi bien au niveau des espèces qu'à celui des communautés.

Les mécanismes les plus souvent analysés pour expliquer la succession, peuvent être regroupés autour de quelques thèmes :

1. Modifications du milieu et compétition,
2. Compétition et facteurs de blocage,
3. Phases de blocage et de sénescence,
4. Prédation,
5. Dissémination
6. Perturbations naturelles et humaines.

L'étude de ces mécanismes ne permet pas de dégager une théorie unique de la succession, mais plutôt un faisceau de conceptions parfois convergentes et parfois divergentes ou même contradictoires. Cette situation tient sans doute à la variété des mécanismes en jeu, à la gamme des milieux, et à la diversité des organismes vivants ; elle témoigne aussi d'une activité scientifique importante et de la position centrale de ce sujet qui peut être analysé sous des angles très différents.

Quatre types de modèles ont été utilisés pour prédire ou pour comprendre le déroulement de successions concrètes :

1. les modèles fonctionnels dans lesquels la variable principale est la croissance des espèces potentiellement dominantes en fonction des variations des conditions de milieu (éclairage...),
2. les modèles de matrice de transition où il s'agit simplement de projeter dans le futur les tendances passées ou actuelles des changements de la végétation,
3. les modèles de dynamique des systèmes où l'accent est mis sur les caractéristiques globales de l'écosystème (diversité, stabilité, résilience...),
4. les modèles basés sur les caractéristiques biologiques des espèces ou la durée de vie, les modes de régénération, ou de reproduction des espèces en face de perturbations récurrentes sont les variables-clés.

Ces modèles permettent d'approcher le phénomène à plusieurs niveaux d'organisation et avec des variables d'état très différentes ; ils sont, de ce fait, difficiles à comparer et il convient simplement d'essayer de montrer leur intérêt et leurs limites.

Une discussion générale sur les successions permet de reprendre et de synthétiser quelques-uns des résultats établis auparavant. C'est aussi l'occasion d'introduire de nouveaux thèmes concernant en particulier l'importance de l'hétérogénéité spatiale et de la diversité des organismes vivants dans les phénomènes de succession. Sur un plan plus méthodologique, les approches développées au niveau de la biologie des populations et celles plus globales utilisées au niveau de l'ensemble d'un écosystème ne semblent nullement incompatibles.

SUMMARY

Succession means the colonization process of a biotope by living organisms and changes in time of the floristic and faunistic composition of a site after partially or entire destruction of the previous ecosystem by a natural or a man-made disturbance ; environmental changes are taken into account. Succession is a basic concept of ecology since its formalization by COWLES and CLEMENTS in the early 1900's. CLEMENTS' ideas have been widely used : each successive vegetation type establishes itself because the previous one has modified the site in a way favourable to its successor ; the process stops when the modifications due to the vegetation are more favourable to actual species than to any other. The whole succession of a territory converges to a stable and self-maintaining community (the climax) determined by regional climate.

In spite of numerous objections, this model was dominant till the two last decades. Pioneer studies on vegetation dynamics have taken place in primary successions (on unvegetated bare areas) ; now, succession is also analyzed in man-made environments and more and more often in terms of processes and mechanisms ; vegetation dynamics is studied as well at the species level as at the community one.

The most often analyzed mechanisms to explain succession can be classified around a few themes :

1. Environmental changes and competition
2. Competition and inhibition
3. Cyclic changes
4. Predation
5. Dispersal
6. Natural and man-made disturbances.

The study of these mechanisms does not allow to establish an unified succession theory but a set of conceptual issues sometimes convergent, sometimes divergent instead. This situation is essentially due to the variety of successional mechanisms and to the diversity of environments and living organisms. It's also the result of an important scientific activity.

Mathematical models have been used to predict and to understand successional processes. Four main types can be described.

1. Functional models in which the key-variables are the growth of potentially dominant species according to the environmental changes (light, environment...),
2. Empirical models, as transition matrix, where the previous trends in vegetation changes are extrapolated in the future,
3. Systems dynamics models where emergent properties of ecosystems are emphasized (diversity, stability, resilience...),
4. Qualitative models based on life history attributes of species which are vital in determining its role in community dynamics, e.g. method of persistence during a disturbance (or of subsequent arrival), ability to grow to maturity and time taken to reach critical stage.

These models study the succession at various organization levels and with very different states variables. So, they are difficult to compare and it seems better to show their interests and limits.

A general discussion about succession allow to synthesize some previous results or observations. It also gives the opportunity to introduce new themes concerning specially the prominent role of the spatial heterogeneity and the diversity of living organisms in succession. On a more methodological framework, the population and the ecosystem-centered approaches are not quite incompatible but complementary for studies on vegetation dynamics.

INTRODUCTION

Le terme succession désigne le processus de colonisation d'un biotope par les êtres vivants et les changements dans le temps de la composition floristique et faunistique d'une station après qu'une perturbation ait détruit partiellement ou totalement l'écosystème préexistant ; les modifications liées à la dynamique interne de l'écosystème et celles corrélatives du milieu sont prises en compte. Dans un sens plus large, la notion de succession comprend aussi les modifications de la végétation (ou de la faune) produites par des perturbations récurrentes souvent d'origine anthropique (succession régressive). Les variations intra-annuelles (rythmes phénologiques) sont généralement exclues ; nous nous sommes conformés à cet usage.

La notion de succession a joué un rôle capital dans l'histoire de l'écologie ; dans les dernières décennies, comme en témoignent, parmi d'autres, les travaux d'EGLER (1954), DRURY et NISBET (1973), CONNELL et SLATYER (1977), les conceptions se sont considérablement modifiées : la succession est analysée dans des milieux fortement artificialisés et de plus en plus souvent en terme de processus ou de mécanismes ; le remplacement est étudié au niveau des espèces aussi bien qu'à celui des communautés. Aussi, il nous a semblé utile de faire le point sur ce sujet.

La notion a trop d'implications pour être traitée d'une façon exhaustive ; nous nous sommes donc limités à l'étude de la dynamique de la végétation terrestre. Cependant, certains travaux d'écologie marine ayant joué un rôle important dans l'évolution des idées sur la succession sont cités et les changements de faune très partiellement abordés dans leur rapport avec la dynamique de la végétation ; pour plus de détails sur les études de succession dans les communautés animales on peut, par exemple, se reporter à BLONDEL (1979) et BARBAULT (1981). Par ailleurs, nous faisons référence à des expériences de nature agronomique qui, tout en ayant comme principal objectif l'amélioration d'une production, ont permis de mettre en évidence, par manipulation des écosystèmes dans des conditions contrôlées, l'importance de certains mécanismes de la succession.

Les points suivants sont abordés :

- les méthodes d'étude de la succession (chap. II),
- les mécanismes à l'origine des changements de la végétation (chap. III),
- les modèles conçus pour simuler la succession (chap. IV).

Dans un dernier chapitre (chap. V), nous proposons une discussion générale sur la succession en reprenant les résultats précédemment établis et en y intégrant d'autres points de vue.

Ces choix comportent évidemment une part d'arbitraire et résultent à la fois de notre expérience et de notre conception de la succession.

I — CONCEPTS ET DÉFINITIONS

Selon COWLES (1911), c'est un français, DUREAU DE LA MALLE (1825), qui utilisa le premier le terme de succes-

sion ; par la suite, les développements théoriques ont surtout été le fait des chercheurs américains (COWLES, 1901 ; CLEMENTS, 1905, 1916, 1936 ; voir aussi ci-après chap. III). D'après CLEMENTS (1916), suivi en cela par la majorité des écologues, deux modalités de succession peuvent être décrites ; la succession primaire et la succession secondaire.

La succession végétale primaire correspond à la dynamique d'occupation, par des êtres vivants, d'un espace où le substrat est à nu ; le milieu est modifié au cours du temps en relation avec les changements de végétation. Ceux-ci sont souvent lents parce que le sol n'est pas encore formé (CLEMENTS, 1916 ; WHITTAKER, 1975). La succession primaire a été étudiée (citations non limitatives) :

1 — dans les systèmes dunaires, qui ont bénéficié des premières études sur la succession : COWLES (1899) ; CLEMENTS (1916, 1928) ; KUHNHOLTZ-LORDAT (1923) ; BRAUN-BLANQUET *et al.* (1958) ; OLSON (1958) ; MORRISON et YARRANTON (1973) ; YARRANTON et MORRISON (1974) ;

2 — dans les zones de retrait des glaciers : COOPER (1913, 1923, 1931, 1939) ; CROCKER et MAJOR (1955) ; TISDALE *et al.* (1966) ; REINERS *et al.* (1971) ; AUCLAIR et GOFF (1971) ; RICHARD (1975) ;

3 — dans les îles récemment formées ou dévastées à la suite de catastrophes naturelles : DANSEREAU (1954) ; EINARSSON (1967) ; PAUTOU *et al.* (1972) ; VARTIANEN (1980) ;

4 — dans les champs de lave des volcans : DOCTERS VAN LEEUWEN (1936) ; BEARD (1945, 1976) ; LANGENHEIM (1956) ; LEONARD, (1959) ; LEBRUN (1960) ; ATKINSON (1970) ; EGGLEER (1971) ; SMATHERS et MUELLER-DOMBOIS (1974) ; MUELLER-DOMBOIS et ELLENBERG (1974) ; CARLQUIST (1974) ; VELEN *et al.* (1977) ; ONER et OFLAS (1977) ; REJMANEK *et al.* (1982) ;

5 — dans la périphérie des lacs comblés par les sédiments, et dans les tourbières : BRAUN-BLANQUET et DENIS (1926) ; ALLORGE et DENIS (1927) ; CHASSAGNE et DENIS (1927) ; CLEMENTS (1928) ; TANSLEY (1939) ; LEMEE (1945, 1956, 1967) ; WALKER (1970).

La succession végétale secondaire est le processus de reconstitution de la végétation après destruction totale ou partielle d'une communauté végétale préexistante. Ce processus a été comparé à la cicatrisation d'une blessure pour un organisme (GODRON et POISSONNET, 1972 ; MARGALEF, 1974). Les études de succession secondaire ont surtout été réalisées dans des endroits où l'action de l'homme a été importante :

1 — des cultures abandonnées : CRAFTON et WELLS (1934) ; JOVET (1937) ; OOSTING (1942) ; COSTELLO (1944) ; KUHNHOLTZ-LORDAT (1949) ; KEEVER (1950) ; BARD (1952) ; PONS (1953) ; ODUM (1960) ; BARRY (1960) ; GLAVAC (1963) ; BAZZAZ (1968) ; NICHOLSON et MONK (1974) ; MELLINGER et MCNAUGHTON (1975) ; BERTRAND (1977) ; GUILLERM (1978) ; ACHERAR (1978, 1981) ; ESCARRE (1979) ; HOUSSARD *et al.* (1980) ; PICKETT (1982) ;

2 — des zones brûlées : HORTON et KRAEBEL (1955) ; SPECHT *et al.* (1958) ; PATRIC et HANES (1964) ; HANES et JONES (1967) ; LOUCKS (1970) ; HANES (1971) ; SHAFI et YARRANTON (1973) ; FROMENT (1975) ; PURDIE et

SLATYER (1976); PURDIE (1977 a, b); NOBLE et SLATYER (1977); DEBUSSCHE (1978); TRABAUD (1980); TRABAUD et LEPART (1980, 1981); DEBUSSCHE *et al.* (1980); KEELEY *et al.* (1981);

3 — des zones soumises à divers impacts tels que défrichement, coupe, stérilisation du sol, ouragan; BOURNERIAS (1959); WILLIAMS *et al.* (1969); HENRY et SWAN (1974); MARKS (1974); OLIVER et STEPHENS (1977); BORMANN et LIKENS (1979); UHL *et al.* (1981); HESING *et al.* (1981); MAURY-LECHON (1982).

II — MÉTHODES D'ÉTUDE DE LA SUCCESSION

Deux approches ont été utilisées pour étudier la succession.

1. L'APPROCHE DIRECTE OU DIACHRONIQUE.

Elle consiste à observer dans le temps les modifications de la végétation d'une station. Cette démarche, la plus rigoureuse du point de vue méthodologique, nécessite de réaliser des observations périodiques sur une longue durée. Elle est assez bien adaptée à l'étude des premiers stades des successions. Par contre, il est, dans bon nombre de cas, matériellement impossible pour un observateur donné de suivre l'évolution d'un système écologique pendant un laps de temps suffisant pour observer des changements appréciables. En particulier, en région tempérée, le passage du sol nu à la forêt se réalise en général à l'échelle du siècle (REY, 1960).

Les exemples d'études directes sur des intervalles de temps relativement grands sont assez rares; l'étude, commencée en 1856 à la station expérimentale de Rothamsted (Angleterre) et encore en cours (WILLIAMS, 1978), est sans doute l'exemple le plus remarquable de durée (voir aussi, WATT, 1981). D'autres travaux réalisés en Europe sont à citer: BRAUN-BLANQUET *et al.* (1958) ont suivi le développement de la végétation et l'atterrissement de l'étang du Prévoist au sud de Montpellier de 1915 à 1958 (Fig. 1); BRAUN-BLANQUET (1964) expose les résultats de l'observation, pendant 32 ans, de l'évolution de carrés permanents placés dans plusieurs individus d'association du Parc national suisse; BORNKAMM (1975) a étudié pendant 20 ans, et année par année, l'évolution après labour de la végétation de placettes permanentes. Ce type d'étude de la succession a été à l'origine de la création d'un groupe de travail « Sukzessionsforschung auf Dauerflächen »; les actes des Symposiums édités par SCHMIDT (1975), FALINSKY (1978, b), VAN DER MAAREL (1980, a), P. POISSONNET *et al.* (1981, a) donnent un bon aperçu des études en cours. En outre, BOTTCHNER (1974) fournit la bibliographie sur 94 études réalisées sur des carrés permanents.

En Amérique du Nord, WAGGONER et STEPHENS (1970) ont calculé les probabilités de substitution d'une espèce par une autre dans les forêts du Connecticut (États-Unis) à partir d'inventaires forestiers réalisés en 1927, 1937 et 1967 (voir aussi REDETZKE et PAUR, 1975; CHRISTENSEN et PEET, 1981; PICKETT, 1982).

L'approche directe est particulièrement bien adaptée à

l'étude des conséquences de manipulations d'écosystèmes. L'expérimentation permet de mieux comprendre l'importance de certains processus de la succession. Elle a été utilisée pour connaître l'impact:

1 — du pâturage et des rythmes de fauche; MILTON (1940), MILTON et DAVIES (1947); DELPECH (1975); P. POISSONNET *et al.* (1978); THIAULT *et al.* (1979); J. POISSONNET *et al.* (1981);

2 — de modifications du milieu; BRENCHELEY (1935); THURSTON (1969), HURD *et al.* (1971); MELLINGER et MC NAUGHTON (1975); WILLIAMS (1978); BAKER-LAAR et ODUM (1978); VAN DER MAAREL (1981);

3 — de la suppression sélective ou de l'introduction de certaines espèces; KEEVER (1950); PINDER (1975); WERNER (1975, 1977); ALLEN et FORMAN (1976); GROSS (1980).

L'approche directe est aussi la mieux adaptée lorsque l'on veut mettre en évidence des variations fines de la composition floristique, ou lorsque la succession est fortement influencée par la composition floristique initiale de la station (stock de graines, souches...).

Souligons, enfin, que d'anciennes cartes de l'utilisation du sol ou de l'occupation des terres, et des photographies aériennes prises à différentes époques peuvent permettre de réaliser des comparaisons avec l'état actuel de la végétation (BARRY, 1960; J. POISSONNET, 1968; CARTAN, 1973; LONDO, 1974; VAN DER MAAREL, 1975, 1978; DEBUSSCHE *et al.*, 1977; CARAMASA *et al.*, 1977; GRACIA *et al.*, 1978).

2. L'APPROCHE INDIRECTE OU SYNCHRONIQUE.

Les modifications de la végétation et du milieu sont, surtout pour les stades forestiers, beaucoup trop lentes pour que les changements soient perceptibles par l'approche directe. Aussi, dans bien des cas, la seule méthode applicable pour l'étude des successions est basée sur l'analyse des variations spatiales de la structure et de la composition floristique des communautés végétales présentes à un instant donné dans un espace plus ou moins homogène. Il est alors souvent possible d'ordonner les communautés suivant des séries ou des séquences de végétation (voir les travaux de BRAUN, 1915; ALLORGE, 1922; QUANTIN, 1935; BRAUN-BLANQUET, 1936; GAUSSEN, 1951; KUHNHOLTZ-LORDAT, 1952; LE FLOCH *et al.*, 1972, et ceux réalisés dans le cadre du Service de la carte de la Végétation du CNRS, à Toulouse).

Cette première approximation permet de dégager de grandes tendances, mais elle est souvent critiquable, surtout lorsque les perturbations auxquelles la végétation a été soumise ont été insuffisamment analysées. Pour aboutir à une reconstitution plus précise, il faut réaliser des études portant à la fois sur la composition floristique, l'écologie des stations et l'histoire des communautés végétales et de leur utilisation par l'homme. La reconstitution de la succession implique un certain nombre de conditions:

— relative uniformité du climat, du substrat, et de l'environnement de toutes les stations étudiées;

— même degré et même nature de la perturbation jouant sur les écosystèmes; ainsi, les pratiques culturales n'ont pas les

mêmes conséquences que le passage du feu et il ne faut pas regrouper dans une même succession les écosystèmes issus d'un abandon cultural et ceux qui se reconstituent à partir d'un brûlis ;

— parmi les étapes de l'évolution de la végétation d'une placette doivent figurer celles d'une placette résultant d'une perturbation plus récente ;

— cessation de l'activité humaine après la perturbation (ou pression constante sur toutes les parcelles).

Ces conditions ont peu de chances d'être réunies et il est, en tout cas, impossible de prouver qu'elles le sont :

— l'uniformité du milieu n'est pas démontrable : les variations du microrelief sont très importantes pour l'installation de la végétation (BRAUN-BLANQUET et JENNY, 1926 ; EVANS et DAHL, 1955 ; BARRY, 1960 ; BRATTON, 1976) ; au sein d'une même station peuvent se développer des successions différentes (WILLIAMS *et al.* 1969) ;

— même dans le cas de l'abandon cultural, la nature de la perturbation initiale est probablement différente pour une parcelle abandonnée depuis un siècle ou pour celle abandonnée depuis un an : les techniques modernes de culture du sol se sont profondément transformées, et, par voie de conséquence, la composition floristique de la végétation adventice est modifiée ;

— la végétation d'une placette issue d'une perturbation récente ne passe pas obligatoirement par les mêmes étapes que celle d'une placette issue d'une perturbation plus ancienne ; en effet, la végétation environnante agit sur le développement de la succession (EGLER, 1954 ; BOURNERIAS, 1959) ; il n'est pas sûr que cette végétation soit la même à un siècle d'écart ;

— l'action de l'homme sur une parcelle se poursuit généralement après abandon de la culture.

Malgré ces critiques et faute de pouvoir suivre une succession tout au long de son développement, l'approche synchrone est la seule qui permette une vision globale de la succession. Mais, comme le rappelle MARGALEF (1968) ; «... prediction has to be limited to the "macroscopic level". Prediction in detail is impossible. An ecosystem is a historical construction so complex that any actual state has a negligible *a priori* probability ».

La plupart des travaux cités dans le chapitre I ont eu recours à l'approche indirecte pour l'étude des successions primaires ou secondaires.

L'utilisation complémentaire des approches directe et indirecte permet de s'affranchir en partie des défauts inhérents à chacune de ces deux méthodes considérées isolément (MEL-LINGER et MC NAUGHTON, 1975 ; ALLIER et LA-COSTE, 1981).

III — MÉCANISMES DE LA SUCCESSION

Le premier mécanisme proposé pour expliquer la succession a été exposé par CLEMENTS (1916, 1936). Selon cet auteur, le développement des formations végétales depuis le sol nu jusqu'au climax, qui est l'état mature et stable de la phytocénose, est analogue à la croissance d'un organisme (théorie organismique). Ce processus et son aboutissement

final, le climax, sont les conséquences des modifications du milieu produites par une plante ou une communauté de plantes (« réaction »). Les espèces pionnières créent des conditions favorables à l'installation de nouvelles espèces qui les remplaceront graduellement et les élimineront : c'est le « modèle de succession autogénique ».

Le climax se produit lorsque la « réaction » du milieu est plus favorable aux espèces en place qu'à toute autre espèce potentiellement dominante. Selon CLEMENTS (1936), toutes les successions d'un territoire convergent vers un climax unique entièrement déterminé par le climat régional (climax climatique).

Les théories de CLEMENTS ont été souvent critiquées (GLEASON, 1917, 1926 ; EGLER, 1951, 1954...), mais elles apparaissent encore au premier plan dans certains manuels d'écologie (MAC ARTHUR et CONNELL, 1966 ; DAUBENMIRE, 1968 ; KORMONDY, 1969 ; ODUM, 1971 ; WHITTAKER, 1975 ; RICKLEFS, 1976), probablement en raison de leur intérêt pédagogique (MC INTOSH, 1980 ; cf. aussi : KUHN, 1972).

GLEASON (1917, 1926) critique la comparaison d'une communauté avec un organisme vivant et propose l'hypothèse individualiste de la végétation. Selon lui, la communauté végétale est un ensemble d'individus indépendants appartenant à des espèces différentes, chacune ayant des préférences écologiques précises ; la succession ne suit pas des lois fixes et rigides, mais est un phénomène très mobile dont les résultats ne sont pas entièrement prévisibles. Les travaux de GLEASON (voir aussi : LENOBLE, 1926) ont été longtemps ignorés par la communauté scientifique et, selon SIMBERLOFF (1980), il a fallu attendre les publications de EGLER, MASON et CAIN en 1947, qui reprenaient en partie ses conclusions, pour qu'elles soient prises en considération. Ce sera fait de façon particulièrement claire par WHITTAKER (1953) : pour lui, la succession n'est pas constituée d'étapes distinctes mais résulte de changements de populations très variables et très irréguliers dans le temps ; elle manque d'ordre et d'uniformité dans le détail quoiqu'elle soit marquée par certaines tendances d'ensemble.

En Europe, BRAUN-BLANQUET (1964, p. 629) considère « qu'étant donné qu'une communauté s'oppose rarement, en tant qu'unité finie, à une autre communauté, le remplacement de l'une par l'autre ne peut être saisi, de façon synthétique, que comme une abstraction, car chaque espèce montre à l'égard des modifications du milieu un comportement spécifique conditionné par son auto-écologie. Le remplacement d'une communauté par une autre repose sur les nombreuses réactions individuelles des membres de la communauté. De là résulte l'étroite relation entre compétition et succession ». Cette convergence avec les idées de GLEASON, à qui de nombreux auteurs ont voulu l'opposer (cf. l'article de MC INTOSH et les discussions qu'il a suscitées dans Botanical Review N° 34, 1968), mérite d'être soulignée.

EGLER (1954) oppose au modèle de CLEMENTS le modèle de la « composition floristique initiale ». Pour lui, le sol reçoit, avant l'abandon de la culture, beaucoup de diaspores qui sont disséminées à la suite du labour et du pâturage. Après l'abandon cultural, le développement de la végétation se produit à partir de la « banque de graines » du sol sans que les apports postérieurs soient importants ; la succession serait, en partie, une « illusion » due aux vitesses de croissance différentes

des végétaux. Le modèle de la composition floristique initiale correspond assez bien aux successions après feux (TRAUD, 1980) ou après coupes et aux premiers stades des successions post-culturales (GUYOT *et al.*, 1960).

Parallèlement à ces remises en cause globales, il y eut de nombreux ajustements de la théorie pour tenir compte d'observations de terrain. Par exemple, BRAUN-BLANQUET (1964), bien qu'acceptant la notion d'un climax climatique unique vers lequel convergeraient toutes la succession d'une région, constate que la validation pratique de la théorie climatique se heurte à plusieurs difficultés, liées notamment aux variations locales du macroclimat général en fonction du relief et au rôle décisif du sol dans la composition floristique de certaines communautés végétales ; enfin, il observe que, dans les régions où la végétation a été profondément transformée par l'homme, le climax n'est plus qu'une hypothèse (voir aussi LUXEN, 1956). Les nombreuses observations de ce type ont conduit à une pulvérisation de concepts (paraclimax, proclimax, post-climax, polyclimax, plesioclimax, complex-climax, superclimax...) qui ont fait l'objet d'analyses détaillées et critiques par WHITTAKER (1951, 1953, 1974) et SELLECK (1960)... Le nombre même de ces concepts traduit une reconnaissance implicite de l'absence de convergence de la végétation vers un climax climatique unique qui serait, d'ailleurs, en contradiction avec la conception centrale en écologie de systèmes vivants adaptés à l'ensemble de leur environnement (WHITTAKER, 1953). La profusion des concepts de climax et l'absence de possibilités d'observations concrètes ont conduit certains auteurs (EGLER, 1947) à considérer qu'il ne s'agissait plus d'une hypothèse utile. WHITTAKER (1953) ne partage pas cette opinion et cherche à élaborer une synthèse ; il constate que la composition de la végétation climacique est influencée par les facteurs topographiques, physiographiques et biotiques autant que par les facteurs climatiques et qu'elle peut aussi dépendre des effets du feu et du vent... il observe que la distinction entre groupements de transition et groupements climaciques n'est pas absolue et qu'il n'y a pas de stades marqués mais, au contraire, une variation plus ou moins régulière de la composition de la végétation. En conclusion, il propose d'analyser le climax dans les communautés mûres en terme de populations en relation avec les principaux gradients du milieu ; dans une région donnée, le climax prédominant pourrait être défini en fonction de la fréquence des principales espèces ; dans les régions perturbées, le climax devrait plutôt être analysé plutôt en terme de « physionomie » que de « populations ». Ajoutons enfin que la notion de climax est importante, au moins au niveau biogéographique, lorsque l'on cherche à comprendre les grands patrons de répartition de la végétation et son adaptation au climat (cf., par exemple, les travaux de l'École de Toulouse sur les séries de végétation).

Malgré ces critiques, les idées de CLEMENTS sur la succession ont été reprises et modifiées en les dégageant du « fardeau organismisme » par deux des plus éminents écologues actuels, MARGALEF (1957, 1963, 1968, 1974) et ODUM (1969, 1971, voir aussi : WHITTAKER, 1975). Ces deux auteurs considèrent que les écosystèmes sont analogues à des systèmes cybernétiques. L'écologie est alors l'étude de systèmes interactifs dont les éléments sont les organismes vivants et le milieu ; la succession est considérée comme le processus d'auto-organisation résultant des interactions entre les organismes eux-mêmes et avec le milieu physique, celui-ci intervenant principalement pour déterminer la vitesse et le développement de la succes-

sion. D'après ODUM, l'écosystème subit un processus ordonné de développement raisonnablement directionnel qui conduit à un état stable avec un maximum de biomasse. ODUM et MARGALEF retiennent la compétition entre les plantes et les interactions entre les végétaux et le milieu comme mécanismes expliquant le remplacement des espèces (cf. CONNELL, 1975). Cette conception a conduit ODUM (1969) à exprimer les tendances prévisibles de la succession par les variations de 24 paramètres caractéristiques de l'écosystème (cf. tableau 1).

La théorie de la succession d'ODUM a été critiquée par de nombreux auteurs (DRURY et NISBET, 1973 ; COLINVAUX, 1973 ; HENRY et SWAN, 1974 ; HORN, 1974 ; VITOUSEK et REINERS, 1975 ; PETERS, 1976 ; CONNELL et SLATYER, 1977 ; VAN DER MAAREL et WERGER, 1978 ; WHITE, 1979 ; MCINTOSH, 1980) ; elle est considérée par certains d'entre eux comme « néo-clémentinienne » selon l'expression de MILES (1979). Par ailleurs, ENGELBERG et BOYARSKY (1979), après avoir comparé les propriétés des écosystèmes et des systèmes cybernétiques, constatent que les éléments d'un écosystème ne sont pas globalement connectés par un réseau d'information, même si, c'est parfois le cas de certains systèmes inclus dans l'écosystème (prédateur-proie...), et que les processus à faible niveau énergétique n'ont, en général, pas de conséquences sur les processus à niveau énergétique élevé. Après avoir souligné que la « régulation » de l'écosystème est basée sur des principes physiques ou chimiques (cycles d'énergie et de matière...) plutôt que sur des principes cybernétiques, ils concluent nettement que « les écosystèmes ne sont pas des systèmes cybernétiques » et remettent ainsi en cause l'analogie proposée par ODUM et MARGALEF (voir aussi la réponse de PATTEN et ODUM, 1981).

DRURY et NISBET (1973) ont été parmi les premiers à critiquer les généralisations proposées par ODUM ; parmi les tendances contestées citons :

- l'augmentation de la diversité spécifique le long de la succession (cf. aussi chap. V) ;

- la liaison entre stabilité (résistance aux perturbations exogènes) et diversité (pour une réfutation mathématique de cette hypothèse voir MAY, 1973) ;

- la corrélation entre production primaire et diversité ;

- le développement progressif du sol principalement dans les dernières étapes : DRURY et NISBET présentent des exemples prouvant que dans les forêts climaciques, le profil de sol est constamment modifié par les désouchements (cf. aussi FALINSKY, 1978, a) ;

- l'hypothèse du contrôle progressif du développement de la succession par la communauté.

En revanche, d'autres généralisations semblent plus solides ; parmi elles, on peut souligner :

- la diminution du rapport production/biomasse (voir cependant PEET, 1981) ;

- l'augmentation de la complexité des chaînes trophiques ;

- le rétrécissement de l'amplitude d'habitat des espèces le long de la succession (voir : WERNER et PLATT, 1976 ; PARRISH et BAZZAZ, 1982 a, b ; Figure 2 de ce texte) ;

- les changements des caractéristiques de vie des espèces : celles du début de la succession présentant un mode de sélection

TABLEAU I

CARACTÉRISTIQUES DE L'ÉCOSYSTÈME	STADES PIONNIERS ET TRANSITOIRES	STADES MURS
Caractéristiques bio-énergétiques de la communauté		
1. Rapport Production brute/respiration	+ grand que 1	≈ 1
2. Rapport Production brute/biomasse en place	élevé	faible
3. Rapport Biomasse en place/flux énergétique	faible	élevé
4. Production nette de la communauté (rendement)	élevé	faible
5. Chaînes trophiques	linéaires	en réseau
Structure de la communauté		
6. Matière organique totale	faible	importante
7. Éléments nutritifs inorganiques	extra-biotiques	intra-biotiques
8. Diversité spécifique	faible	élevée
9. Équitabilité	faible	élevée
10. Diversité biochimique	faible	élevée
11. Stratification et patron d'hétérogénéité	faiblement organisé	fortement organisé
Caractéristiques biologiques		
12. Amplitude d'habitat	large	étroite
13. Taille de l'organisme	petite	grande
14. Cycles de vie	courts, simples	longs, complexes
Cycles des éléments nutritifs		
15. Cycle minéraux	ouverts	fermés
16. Taux d'échange des éléments nutritifs entre les organismes et le milieu	rapide	lent
17. Rôle des détritus dans la régénération des éléments nutritifs	sans importance	important
Pression de sélection		
18. Formes de croissance	pour une croissance rapide (sélection de type r)	pour un contrôle à rétro-action (sélection de type K)
19. Production	quantité	qualité
Homéostasie générale		
20. Symbiose interne	non développée	développée
21. Conservation des éléments nutritifs	mauvaise	bonne
22. Stabilité (résistance aux perturbations externes)	mauvaise	bonne
23. Entropie	élevée	faible
24. Information	faible	élevée

tion «*r*» (MAC ARTHUR et WILSON, 1967) avec un taux de croissance rapide, des diaspores adaptées à une dissémination par le vent (anémochorie), une faible longévité et un effort reproductif élevé; celles de la fin de la succession ont un mode de sélection du type «*K*», un taux de croissance faible, des diaspores zoochores (disséminées par les animaux) et un effort reproductif relativement faible (pour une analyse critique de ce concept voir : GADGIL et SOLBRIG, 1972; ABRAHAMSON et GADGIL, 1973; SOLBRIG et SIMPSON, 1974; HICKMAN, 1975; HICKMAN et PITELKA, 1975; ROOS et QUINN, 1977; VAN ANDEL et VERA, 1977; BAZZAZ et CARLSON, 1979; BLONDEL, 1979; GRIME, 1979; PRIMACK, 1979; ABRAHAMSON, 1979; LUF-TENSTEINER, 1980; JACQUARD, 1980; BARBAULT, 1981; STEWART et THOMPSON, 1982).

Cependant, malgré des critiques souvent justifiées, les hypothèses de ODUM et MARGALEF ont apporté des éléments de discussion enrichissants dans le cadre de l'analyse des écosystèmes et ont contribué à l'organisation des idées sur la dynamique des processus écologiques en fournissant de nouvelles voies de recherche.

Plus récemment, d'autres conceptions de la succession, d'ambition en général beaucoup plus limitée, ont été proposées ou réactualisées. Elles privilégient souvent l'un des aspects de la succession au détriment des autres. Nous n'en citerons que deux.

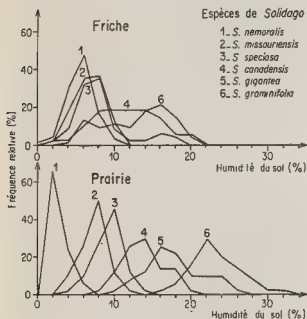


FIG. 2 : Variation de la fréquence relative de six espèces de *Solidago* (Composées) le long d'un gradient d'humidité dans une friche et une prairie aux États-Unis. Les populations des espèces de la prairie sont plus nettement séparées et ont une amplitude de niche plus faible que celles de la friche (d'après WERNER et PLATT, 1976, copyright The Amer. Nat).

Pour DRURY et NISBET (1973), la succession est simplement le résultat des différences entre taux de croissance, capacités de survie et pouvoirs de dissémination des espèces. L'apparence de remplacement des communautés résulte de la dominance momentanée de certaines espèces et du fait qu'aucune espèce n'est capable de dominer la végétation pendant toute la période où elle se trouve sur une station. Une meilleure compréhension de la succession ne peut provenir que d'une connaissance plus approfondie de la biologie des populations. Des conceptions similaires, mais plus nuancées, ont été avancées par COLINVAUX (1973) et PICKETT (1976).

La synthèse la plus convaincante sur les mécanismes de la succession nous semble être celle de CONNELL et SLATYER (1977). Ces auteurs proposent trois modèles qui s'appliquent aux communautés végétales et aux peuplements d'animaux marins fixés. Ces modèles sont essentiellement orientés vers l'analyse du rôle de la compétition dans les changements de la composition spécifique.

Dans le modèle 1, modèle de «*facilitation*», les espèces «*transitoires*» ne peuvent s'établir que lorsque les conditions du milieu ont été modifiées par l'action des espèces pionnières. Le modèle reprend la conception de la succession de CLEMENTS (1916) et se rapproche de celles des «*relais floristiques*» de EGLER (1954).

Dans le modèle 2, modèle de «*tolérance*», les espèces transitoires s'installent indépendamment de l'influence sur le milieu des espèces pionnières; elles peuvent s'établir et se développer en présence de celles-ci parce qu'elles sont plus efficaces pour exploiter les ressources du milieu.

Dans le modèle 3, modèle de «*d'inhibition*», les espèces pionnières empêchent l'installation d'autres espèces; elles finissent cependant par disparaître à la suite de perturbations du milieu, de l'action des herbivores et des parasites, ou simplement de leur sénescence; elles sont alors remplacées par des espèces à durée de vie plus longue et moins sensibles aux perturbations.

Ces modèles ont comme principal atout le fait d'être simples, clairs et utilisables dans un grand nombre de situations. Ces qualités constituent aussi leur principale faiblesse; la dynamique des écosystèmes est en fait très complexe et la réduction à un seul maillon trophique rend tout essai d'explication incomplet. Soulignons que les animaux sont introduits seulement dans l'un des modèles (le troisième) et uniquement en tant que prédateurs, alors que leur rôle dans la dissémination et dans la pollinisation des végétaux est certes loin d'être négligeable.

Dans la suite du texte, nous allons passer en revue des exemples qui mettent en évidence la pertinence et les lacunes des modèles de CONNELL et SLATYER (1977); ils illustrent le rôle déterminant joué par la compétition entre espèces ainsi que par les animaux en tant que prédateurs (herbivores, parasites) et agents de pollinisation et de dissémination, par les perturbations du milieu extérieur (feux, vents...) et par les phénomènes internes aux écosystèmes autres que la compétition (chablis, effets télétoxiques, etc.). Nous ne suivrons pas strictement la dichotomie classique entre facteurs endogènes et facteurs exogènes bien qu'elle ait joué un rôle important dans l'évolution des idées sur la succession; elle suppose non seulement que l'écosystème existe, ce qui est une hypothèse contestable (ENGELBERG et BOYARSKY, 1979; JORDAN, 1981) mais aussi que l'on puisse en définir les contours; de fait, il apparaît souvent difficile, lorsqu'on examine les

choses en détail, de déterminer si un facteur est exogène ou endogène. Nous avons retenu de présenter les mécanismes les uns après les autres en allant de ceux qui correspondent le mieux à des facteurs endogènes à ceux qui sont le plus clairement exogènes. Dans le cas où la liaison entre plusieurs processus est importante pour la compréhension de la succession, nous les analyserons de manière combinée.

1. RÉACTION DES ESPÈCES SUR LE MILIEU ET COMPÉTITION.

Ces mécanismes sont ceux de la **succession autogénique** (TANSLEY, 1935). Elle a été définie par WHITE (1979) ainsi: «tout changement de la végétation d'une communauté occasionné par les propriétés des espèces présentes et leurs effets sur les caractéristiques du milieu (changements édaphiques inclus)». La présence des espèces sur la station modifie les caractéristiques du milieu de telle sorte que celles-ci deviennent plus favorables à d'autres végétaux qui vont s'installer puis, par compétition, éliminer les premiers; ils entraîneront eux aussi des modifications du milieu qui permettront à d'autres espèces de s'installer...

La plupart des travaux passés en revue dans cette section concernent des successions primaires; ils sont conformes au modèle de CLEMENTS. L'exemple le plus connu est celui des «hydrosères», c'est-à-dire des successions dans des milieux aquatiques produites par l'action dynamique des végétaux; un lac perd progressivement de sa profondeur, comblé à partir de sa périphérie par les sédiments retenus par les racines des plantes, se transforme en étang puis en marécage, pour aboutir finalement à une formation boisée. Des groupements végétaux se succèdent selon un gradient d'éloignement des rivages et d'assèchement du sol. Ces toposéquences ont été considérées comme des successions (pour des exemples cf. CLEMENTS, 1928; TANSLEY, 1939; LEMÉE, 1956, 1967; BRAUN-BLANQUET, 1964; WHITTAKER, 1975; GEHU, 1980; cf. aussi chapitre II). Les hydrosères se développent sur de très longues périodes: WALKER (1970) apporte la preuve que des stades intermédiaires peuvent persister plus de 4000 ans sans signe visible d'évolution vers une formation ligneuse. La reconstitution synchrone de successions d'une aussi longue durée est sujette à caution et des critiques ont été émises sur l'authenticité de certains de ces processus dynamiques (WALTER, 1937 in BRAUN-BLANQUET, 1964; WALKER, 1970; MILES, 1979). TALLIS (1983), tout en acceptant la réalité des hydrosères, considère que le modèle classique est inadéquat. Selon lui, les changements observés dans les milieux humides doivent être replacés dans le contexte de l'évolution globale des paysages; les processus de type allogénique pourraient alors avoir un rôle plus important que ceux de type autogénique. Des recherches restent à conduire sur les modalités de transition entre stades des hydrosères; elles pourraient, en particulier, concerner l'analyse stratigraphique des sédiments et l'étude diachronique fine des modifications du milieu.

L'interaction entre le développement du sol et la dynamique de la végétation paraît très importante dans les successions primaires. CROCKER et MAJOR (1955) l'ont analysée lors du retrait des glaciers en Alaska. Le développement du sol est lié à celui de la végétation. Ainsi, les taux de matière organique

et d'azote augmentent régulièrement tandis que le pH en surface diminue de 8 à 8,4 jusqu'aux environs de 5 (Fig. 3) 70 ans après le retrait du glacier. L'augmentation de l'azote est due à l'action de deux espèces, *Dryas drummondii* et *Alnus tenuifolia*, qui fixent l'azote. Le développement postérieur des forêts de *Picea* s'effectue, selon CROCKER et MAJOR (op. cit.), grâce aux réserves en éléments minéraux assimilables, accumulés lors des stades précédents.

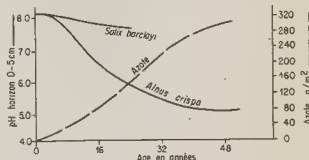


FIG. 3. Variation du pH de l'horizon superficiel en fonction de l'âge des espèces dominantes et de différents couverts de végétation dans une succession primaire après retrait des glaciers en Alaska; accumulation d'azote dans le sol minéral et la litière sous *Alnus crispa* (d'après CROCKER et MAJOR, 1955; reproduit avec l'autorisation de J. of Ecology)

D'autres études réalisées dans des successions primaires ou secondaires ont donné des résultats assez similaires à ceux obtenus par CROCKER et MAJOR (1955); voir aussi CROCKER et DICKSON (1957). Outre la diminution du pH et l'augmentation de l'azote total cités précédemment, l'action des organismes vivants produirait aussi une augmentation de la quantité de matière organique et du carbone total, tandis que la texture du sol deviendrait plus argileuse. En revanche, les variations semblent moins claires pour certains éléments comme le phosphore, le potassium et le magnésium (pour des exemples concernant ces tendances, voir: BILLINGS, 1938; OLSON, 1958; LIVINGSTON et ALLESSIO, 1968; MELLINGER et MC NAUGHTON, 1975; ESCARRE, 1979; ROBERTSON et VITOUSEK, 1981); c'est aussi le cas de la minéralisation de l'azote qui a fait l'objet de nombreuses recherches ayant des résultats contradictoires, depuis le travail de RICE et PANCHOLY (1972; cf. aussi RICE, 1974, 1979). Ces deux auteurs trouvent un faible taux de minéralisation de l'azote dans les communautés climatiques mais des taux très élevés dans les premiers stades d'une succession post-culturelle de l'Oklahoma. Ils attribuent cette tendance à une inhibition de la minéralisation par les tannins en provenance des végétaux des derniers stades de la succession; cette inhibition permettrait une meilleure conservation de l'énergie dans un écosystème mûr en conformité avec les hypothèses de ODUM (1969). L'utilisation directe de l'ammoniaque au lieu des nitrates, par certains végétaux, éliminerait quatre transformations biochimiques très exigeantes du point de vue énergétique. Plusieurs travaux ont appuyé les thèses de RICE et PANCHOLY (1972) (WILTSHIRE, 1973; TODD et al. 1975; WOODWELL, 1974; HAINES, 1977; voir aussi LIVINGSTON et ALLESSIO, 1968); cependant il sem-

blerait que ces résultats ne soient pas généralisables (PURCHASE, 1974; MONTES et CHRISTENSEN, 1979; LAMB, 1980; ROBERTSON et VITOUSEK, 1981); et qu'ils soient plutôt une conséquence directe de la fertilité des sols (LAMB, 1980) généralement très grande dans les premiers stades des successions post-culturales, à la suite d'apports d'engrais.. (ROBERTSON et VITOUSEK, 1981).

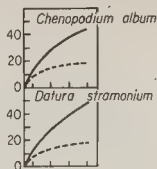
BRAUN-BLANQUET et JENNY (1926) ont donné un autre exemple d'évolution de la végétation et du sol dans les éboulis calcaires de l'étage alpin des Alpes centrales. Les groupements pionniers du *Thlaspectum rotundifolium* sont remplacés par ceux du *Caricetum firmæ*; l'acidification progressive du sol provoque le remplacement des espèces de ce groupement par celles de l'*Elynetum* pour aboutir finalement au dernier stade le *Caricetum curvulae*. Cette interprétation a été contestée par ELLENBERG (*in* FAVARGER et RICHARD (1960)); voir aussi la réponse de GUINOCHET (1973).

Parmi les études de succession donnant des exemples de remplacement des espèces lié au double mécanisme d'amélioration du milieu et de compétition, citons les travaux de COWLES (1899), OLSON (1958), MORRISON et YARRANTON (1973) en Amérique; et, en Europe, ceux de SALISBURY (1925), BRAUN-BLANQUET *et al.* (1954) et RICHARD (1975).

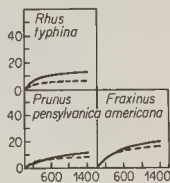
Les travaux passés en revue montrent que les espèces pionnières peuvent, en modifiant les conditions du milieu, faciliter l'installation d'espèces apparaissant ultérieurement dans la succession. Le mécanisme est sans doute très important dans les successions primaires où le substrat est en général mis à nu; il semble l'être beaucoup moins dans le cas des successions secondaires où le sol, déjà bien développé et propre à l'installation de nombreuses espèces, renferme des graines à l'état de dormance ou des organes souterrains (bulbes, rhizomes...). Dans ce cas, les modifications du milieu induites par la végétation peuvent souvent être interprétées en terme de diminution des ressources; les espèces se remplacent en fonction de leur capacité à exploiter un niveau de ressources de plus en plus faible (modèle de tolérance de CONNELL et SLATYER). Cet aspect de la succession est particulièrement clair pour ce qui concerne la diminution de la lumière qui arrive dans le sous-bois à la suite de la fermeture de la voûte forestière; ce phénomène est bien connu des forestiers (JOLY DE SAILLY, 1901; NAGEL, 1950; SCHAEFFER et MOREAU, 1958) puisqu'il intervient dans le processus de sylvigénèse. Il a fait l'objet d'études et de synthèses récentes (BAZZAZ, 1979; BAZZAZ et PICKETT, 1980; BAZZAZ et CARLSON, 1982) qui mettent en évidence que les espèces des stades avancés de la succession sont adaptées à exploiter les faibles intensités de rayonnement solaire tandis que celles du début de la succession peuvent exploiter les intensités plus élevées des milieux ouverts, mais ont un bilan carbonaté négatif sous un ombrage important (Fig. 4). La diminution de la teneur en éléments nutritifs du sol est sans doute moins nette; elle a été étudiée de façon indirecte par PARRISH et BAZZAZ (1982 a, b) qui ont montré que les espèces caractéristiques des stades intermédiaires de la succession ont souvent une croissance plus efficace sur des milieux à faible teneur en éléments nutritifs tandis que celles des stades initiaux et, dans une moindre mesure, des stades avancés présentent une plus grande plasticité.

Ainsi, selon les situations, les modifications du milieu

ESPÈCES ANNUELLES PIONIÈRES



ESPÈCES DES STADES INTERMÉDIAIRES DE LA SUCCESSION



ESPÈCES DE FORÊTS

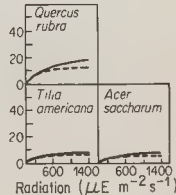


FIG. 4. Courbes de réponse photosynthétique à l'intensité du rayonnement lumineux pour quelques espèces appartenant à trois stades de la succession et ayant poussé en pleine lumière (en traits pleins) ou à l'ombre d'un couvert dense de mûriers (en tirets), (d'après BAZZAZ et CARLSON, 1982; reproduit avec l'autorisation de Springer-Verlag).

induites par la végétation peuvent être interprétées de manière antinomique : amélioration du milieu vs diminution des ressources.

2. COMPÉTITION ET FACTEURS DE BLOCAGE.

A l'opposé de ce que prévoit la théorie de CLEMENTS des espèces pionnières peuvent empêcher durablement l'installation de nouvelles espèces. Les interactions chimiques entre végétaux (allélopathie) pourraient être à l'origine de certains des blocages observés dans les premiers stades des successions secondaires (cf. WHITTAKER et FEENEY, 1971 ; RICE, 1974, 1979, pour des révisions générales sur les effets allélopathiques). Selon RICE (1979), les toxines libérées par *Aristida oligantha* dominante dans les premiers stades des successions post-culturelles de l'Oklahoma (États-Unis) inhibent le développement des *Rhizobium* et la formation des nodules des légumineuses, bloquant ainsi la croissance des espèces exigeantes en azote. KEEVER (1950), BECKER et GUYOT (1951), ABDUL-WAHAB et RICE (1967), PUTWAIN et HARPER (1970), RAYNAL et BAZZAZ (1975), WERNER (1975), PINDER (1975), JAKSON et WILLEMSSEN (1976) ont analysé des phénomènes d'inhibition de la croissance d'une espèce en présence d'espèces pionnières pouvant conduire ainsi à un ralentissement ou à un blocage apparent de la succession. La mise en évidence d'éventuels effets allélopathiques a été réalisée par certains d'entre eux en laboratoire ; les résultats obtenus n'ont pas toujours trouvé une confirmation claire sur le terrain (DEL MORAL et CATES, 1971 ; STOWE, 1979) et il serait prématuré d'en tirer des conclusions définitives.

Dans les étapes intermédiaires de la succession, après abandon de la culture ou après feux, des études ont montré des exemples de blocage apparents par une ou plusieurs espèces. Ce sont généralement des graminées sociales ou des arbustes qui, par multiplication végétative (rhizomes) ou par rejets de souche, occupent rapidement l'espace entravant ainsi l'installation d'autres espèces.

En région méditerranéenne *Brachypodium phoenicoides* lorsqu'il envahit les cultures abandonnées (BARRY, 1960 ; ESCARRE, 1979), provoque une extinction massive des annuelles, une diminution générale de la richesse spécifique et un ralentissement de l'installation des ligneux hauts ; celle-ci ne se fait qu'à partir des bordures, où l'ombre des semenciers occasionne le dépérissement du *Brachypode* et permet le développement de jeunes individus de *Quercus ilex* ou de *Quercus pubescens*. Les formations à *Brachypodium phoenicoides* peuvent arrêter le développement de la succession pendant plus de 50 ans (ESCARRE, 1979). GUYOT (1957), PAUL (1977) et GRIME (1979) ont constaté le comportement similaire de *Brachypodium pinnatum*, espèce voisine de la précédente, mais à distribution nettement plus septentrionale. WARDLE (1959) met en évidence, en Angleterre, un phénomène similaire de blocage de l'installation de *Fraxinus excelsior* dû à la présence de *Mercurialis perennis*.

Pour ce qui est du stade arbustif, NIERING et EGLER (1955) ont montré que des formations arbustives denses de *Viburnum lentago*, envahissant les clairières laissées après l'installation de lignes électriques, peuvent empêcher la venue de ligneux hauts pendant plus de quarante ans. Dans le Bas-Languedoc, les études de succession après feux, menées sur les

garrigues à chêne kermès (*Quercus coccifera*), montrent que la végétation reste au stade de formation ligneuse basse monospécifique à chêne kermès (LONG, 1974 ; TRABAUD, 1980) pendant plus de vingt ans après un incendie. DEBUSSCHE *et al.* (1980) mettent en évidence des blocages similaires de la succession après feux par deux arbustes : *Cytisus purgans* dans les landes du Mont Aigoual (cf. DEBUSSCHE, 1978) et *Gemsta scorpius* dans les garrigues du Montpelliérain (cf. ESCARRE, 1979). Après feux, ces deux espèces redémarrent vigoureusement de souche et forment des fourrés denses qui restent sur place pendant une vingtaine d'années ; ensuite, la sénescence des individus produit l'ouverture des formations et permet l'installation progressive des ligneux hauts.

3. PHASES DE BLOCAGE ET DE SÉNESCENCE.

La combinaison de phases de « blocage » et de sénescence peut aboutir à une dynamique où plusieurs espèces se remplacent dans le temps. L'exemple le plus connu est celui de la succession cyclique qui se développe dans les landes à callunes (*Calluna vulgaris*) de l'Ecosse ; elle a été décrite par WATT (1947, 1955) et étudiée en détail par BARCLAY-ESTRUP et GIMINGHAM (1969), BARCLAY-ESTRUP (1970, 1971), GIMINGHAM (1972, 1978). WATT (1955) distingue quatre phases dans le cycle de développement de la callune :

- la phase pionnière avec un envahissement de l'espace par les individus de callune ;
- la phase de développement, lorsque les individus atteignent leur maximum de biomasse (de 6 à 15 ans) ;
- la phase de maturité caractérisée par une ouverture progressive du centre des touffes (vers 20 ans) ;
- la phase de sénescence où seules les branches périphériques continuent à photosynthétiser (vers 30 ans d'âge).

Le centre de la touffe est alors prêt à être envahi par plusieurs espèces dont :

- des individus de callune qui amorcent ainsi un nouveau cycle ;
- *Arctostaphylos uva-ursi* (WATT, 1947) et *Pteridium aquilinum* (WATT, 1955) qui, à leur tour, peuvent être à nouveau remplacés par la callune ;

— *Vaccinium vitis-idaea*, *Polygala serpyllifolia* et des ligneux hauts comme *Betula* sp. et *Pinus silvestris* qui peuvent interrompre la succession cyclique en éliminant la callune (GIMINGHAM, 1978).

La généralisation de ce modèle de succession à l'ensemble des callunales a été remise en question récemment par DE SMIDT et DE HULLU (1980) et MILES (1981). Les premiers, dans un suivi périodique pendant 25 ans des callunales du centre de la Hollande, n'ont pas trouvé de succession cyclique : la sénescence de la callune était toujours due à l'attaque d'un coléoptère *Lochmaea suturalis*. Par ailleurs, MILES (*op. cit.*) fait remarquer qu'il n'a jamais rencontré de resemis de callune au milieu d'une « touffe sénescente ».

De nombreux autres exemples ont été présentés par WATT (1925, 1947), GAUSSEN (1951), MATHON (1952), WALTER (1972), KNAPP (1974), LEMEE (1978) et DOCHÉ (1982). Par exemple, WATT (*op. cit.*) a montré que les chablis dans les hêtraies peuvent être envahis temporairement par des

espèces de lumière à l'ombre desquelles le hêtre peut se réimplanter. Sa croissance conduit à l'élimination de ces espèces et le cycle peut recommencer avec un nouveau chablis. FORCIER (1975) analyse un bel exemple de remplacement cyclique entre *Betula alleghaniensis*, *Acer saccharum* et *Fagus grandifolia*, trois espèces considérées comme climatiques des forêts du New Hampshire (États-Unis). Dans les clairières occasionnées par un chablis, les semis de bouleau sont les premiers à s'installer, grâce au pouvoir de dissémination élevé de leurs diaspores. Sous le couvert des individus de cette espèce les semis d'érable ont tendance à s'installer en priorité sur ceux de bouleau et de hêtre. La dominance progressive de l'érable s'accompagne d'une prolifération de semis de hêtre, tandis que ceux de l'érable semblent souffrir d'une mortalité plus élevée. Le remplacement de l'érable par le hêtre conduit à l'élimination progressive des semis des trois espèces. Cette dominance ne peut être remise en cause que par des chablis ou des perturbations importantes.

La mortalité élevée des semis sous couvert d'une semencière de la même espèce et leur installation plus facile sous le couvert d'une espèce dominante différente ont été observées depuis longtemps en forêt tropicale (RIDLEY, 1930 ; AUBREVILLE, 1938 ; RICHARDS, 1952 ; JANZEN, 1970 ; HARTSHORN, 1978) et en forêt tempérée (JOLY DE SAILLY, 1901 ; WATT, 1947 ; NAGEL, 1950 ; BRAY, 1956 ; SCHAEFFER et MOREAU, 1958 ; FOX, 1977 ; GRUBB, 1977 ; WHITTAKER et LEVIN, 1977 ; WOODS, 1979). Ce pourrait être le résultat de plusieurs facteurs dont :

- la prédation, dépendante de la densité des diaspores, par les insectes plus nombreux autour des semenciers (JANZEN, 1970 ; CONNELL, 1978 ; HUBBELL, 1980) ;
 - les effets d'ombre (FORCIER, 1975) ;
 - les effets de télétoxie (TUBBS, 1973 ; RICE, 1974, 1979).
- Dans ce contexte, la dissémination des graines à distance du semencier prend toute son importance.

4. LA PRÉDATION PAR LES ANIMAUX.

Le rôle des prédateurs dans la structuration des communautés est relativement bien documenté dans des situations très différentes (voir par exemple, PAINE, 1966 ; JANZEN, 1970 ; CONNELL, 1975 ; CASWELL, 1978) ; il paraît être au moins aussi important que celui de la compétition entre espèces d'un même niveau trophique. En revanche, leur rôle dans la succession est souvent passé inaperçu en raison de la continuité même de leur action. Il existe cependant des observations directes (modifications de la flore à la suite de mises en défens ou de « disparition » d'espèces herbivores) et indirectes (variations de la faune des prédateurs le long de la succession) qui permettent d'avoir une idée assez précise de leur importance dans la dynamique de la végétation. Nous allons maintenant présenter quelques exemples en faisant souvent référence à des expériences agronomiques.

Les prairies et les terrains de parcours constituent actuellement des types de végétation dont l'utilisation est généralement contrôlée par l'homme, en vue de l'élevage d'animaux domestiques. Ceux-ci exercent une pression constante sur les végétaux, pression qui se traduit souvent par une réduction de la biomasse végétale des espèces potentiellement dominantes, ce qui a, en général, pour conséquence une augmentation de la

diversité de la phytocénose (WATT, 1960 ; HARPER, 1969). Une des illustrations les plus claires de ce fait est le rôle joué par le lapin dans le maintien de la diversité de la végétation ; il a été mis en évidence par TANSLEY et ADAMSON (1925), HOPE-SIMPSON (1940), WATT (1957), VAN DER MAAREL (1971), ZEEVALING et FRESCO (1977), qui ont observé une importante diminution de la diversité après l'installation de mises en défens ou à la suite de la myxomatose. D'autres auteurs (THOMAS, 1960, 1963 ; RANWELL, 1960 ; HOBBS et GRACE, 1981) ont constaté une légère augmentation de la richesse spécifique dans les placettes où le lapin était exclu ; selon VAN DER MAAREL (1971), cela peut être dû à un surpâturage précédant la mise en défens.

L'introduction de la myxomatose en Angleterre (1954) a été suivie d'une augmentation massive et brutale des effectifs de lapins et les conséquences pour la végétation ont été les suivantes :

- 1 — diminution de la richesse spécifique en Graminées ;
- 2 — diminution de la densité des Graminées et des Dicotylédones à la suite de la croissance en hauteur de la végétation et de la réduction de la lumière disponible ;
- 3 — augmentation tardive de la diversité associée à une évolution de la végétation vers un stade arbustif (HARPER, 1969).

Des observations similaires ont été réalisées dans les successions d'algues de la zone intertidale (DAYTON, 1971, 1975 ; SOUSA, 1979). SOUSA (1979) a démontré que les algues vertes pionnières, du genre *Ulva*, empêchent l'installation des algues rouges (*Gelidium* ssp., *Gelidium* ssp.) appartenant aux étapes intermédiaires de la succession. La prédation sélective des individus de *Ulva* par le crabe *Pachygrapsus crassipes* permet la colonisation des algues rouges.

Ces observations ne sont pas directement généralisables. De nombreux auteurs ont noté, de façon plus ou moins rigoureuse, une diminution de la diversité en fonction de l'intensité du pâturage (WEAVER et HANSEN, 1941 ; WEAVER, 1954 ; ELLISON, 1960 ; WASER et PRICE, 1981) ; d'autres ont mis en évidence une diversité maximum pour une intensité moyenne de la prédation (LUBCHENCO, 1978) ou du pâturage (NAVEH et WHITTAKER, 1980). Les variations de l'intensité du pâturage n'affectent pas également tous les groupes d'espèces et NAVEH et WHITTAKER (1980), par exemple, ont pu mettre en évidence avec des intensités croissantes de pâturage, une augmentation du nombre des légumineuses, accompagnée d'une diminution du nombre de Graminées. Ces variations peuvent être expliquées par de nombreux facteurs, tels la préférence des animaux et les capacités de compétition des espèces, l'adaptation et la sélection de la flore pour des conditions de prédation plus ou moins fortes, des problèmes de calendrier de pâturage (NAVEH et KINSKY, 1975 ; NAVEH et WHITTAKER, 1980). La diversité et la richesse spécifiques ne sont sans doute pas des critères suffisants pour rendre compte de la complexité des interactions entre animaux et végétaux ; il faut étudier de façon plus détaillée les modifications de la composition floristique.

Des travaux analysant le comportement d'espèces ou de groupes d'espèces ont été réalisés depuis assez longtemps pour les prairies pâturées par les animaux domestiques en particulier en Angleterre, JONES (1933) (in HARPER, 1977) a mis en évidence des changements rapides de composition floristique

en fonction de l'intensité et de l'époque du pâturage ; des travaux de ce type ont été utilisés dans la littérature agronomique concernant la conduite des troupeaux en prairies naturelles (cf. VOISIN, 1960). Selon HARPER (1977) (voir aussi, HUTCHINSON et KING, 1980), la persistance des plantes en milieu pâturé dépend de la position de méristèmes proches ou en-dessous de la surface du sol, de l'existence de possibilités de multiplication végétative et de moyens de défense physiques ou chimiques. L'étude de l'impact du pâturage a souvent été combinée avec celle des engrais ou du chaulage. MILTON (1940, 1947), ROBERTSON et NICHOLSON (1961), KING et NICHOLSON (1964) et DELPECH (1975) ont montré que les changements de composition floristique liés à l'apport d'engrais et de chaux étaient beaucoup plus nets en conditions de pâturage contrôlé qu'en l'absence de pâturage. Cela est sans doute à relier à ce que l'activité du troupeau, en diminuant le couvert végétal, est susceptible de créer des niches de régénération permettant l'installation de nouvelles espèces (BAKKER *et al.*, 1981). Les travaux réalisés en France sur ces problèmes (DELPECH, 1975 ; ÉTIENNE, 1977 ; HUBERT, 1978 ; THIAULT *et al.*, 1979 ; LOISEAU et MERLE, 1981) confirment pour l'essentiel les résultats précédents.

Le pâturage, et en particulier le surpâturage, ont souvent été évoqués pour expliquer la dégradation ou l'évolution régressive de la végétation (voir par exemple KÜHNHOLTZ-LORDAT, 1938 ; ELLISON, 1960 ; LONG, 1960). La mise en évidence expérimentale de ce type d'action est beaucoup moins fréquente ; on peut toutefois citer le travail de FENTON (1935, 1949 in GIMMINGHAM, 1964) qui a montré le passage de landes à callune à des herbes sous l'action des animaux pâturants. Plus généralement, le pâturage permet de maintenir la végétation à l'état de pelouses ou de prairies et paraît nécessaire pour la conservation de certains types de paysages (LINDSAY et BRATTON, 1979 a, b).

Le rôle des granivores et des prédateurs de graines dans la succession nous semble avoir été peu étudié bien que les travaux de JANZEN (1971), BROWN et DAVIDSON (1977), BROWN *et al.* (1979 a, b), ACHERAR (1981) aient montré qu'ils pouvaient avoir une importance considérable (voir aussi chapitre III. 5).

Les Invertébrés sont souvent des prédateurs plus spécialisés que les herbivores vertébrés et, selon MILES (1979), leur action est moindre. Elle est cependant capitale pour certaines espèces et joue, d'après JANZEN (1970), un rôle déterminant dans la structuration des forêts tropicales en détruisant les plantules à proximité des semenciers (voir aussi : PIMENTEL *et al.*, 1975 ; SCOTT *et al.*, 1979 ; SCHOWALTER *et al.*, 1981). L'action peut être périodique en forme d'épidémies (GHENT *et al.*, 1957 ; CARLES, 1973) aboutissant à des changements temporels de la végétation par suppression d'une ou plusieurs espèces dominantes. Elle peut être aussi continue. Dans ce cas, les effets des prédateurs sur les espèces végétales passent souvent inaperçus parce que leurs populations sont en équilibre avec celles de leurs hôtes. Ce n'est que lors de l'introduction accidentelle d'une espèce végétale dans un territoire où ses prédateurs sont absents que leur rôle dans le contrôle de la population peut être mis en évidence. Les exemples d'introduction, en Australie, d'espèces adventices dont les populations n'ont pu être contrôlées que par l'introduction de leurs prédateurs ou d'agents pathogènes sont nombreux : *Hypericum perforatum* (HUFFAKER, 1964), *Opuntia inermis* (HOLLOWAY, 1964), *Chondrilla juncea* (WAPSHERE *et al.*, 1974)... Les invertébrés peuvent avoir un rôle important dans le déroulement de la succession. Par exemple, CATES et ORIANI (1975) ont analysé les préférences alimentaires de deux limaces : *Ariolimax columbianus* et *Arion ater*. Les résultats montrent que ces deux espèces consomment en priorité les plantes pionnières et pourraient contribuer à leur élimination (voir aussi GRIME *et al.*, 1968). Les espèces des

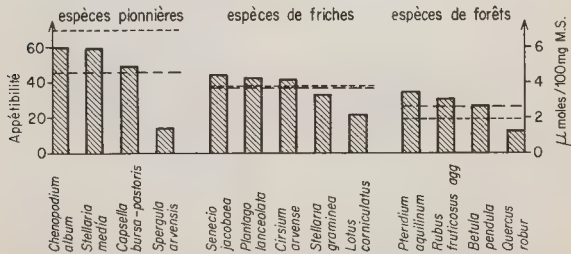


FIG. 5. Appétibilité des espèces de trois stades d'une succession secondaire déterminée par des essais de consommation réalisés avec cinq espèces d'invertébrés herbivores ; ———— : appétibilité moyenne ; — : teneur moyenne en acides aminés (d'après READER et SOUTHWOOD, 1981, reproduit avec l'autorisation de Springer-Verlag).

étapes suivantes généralement pérennes et faciles à localiser produisant souvent des substances nocives pour les herbivores. RHOADES et CATES (1976) suggèrent que les toxines sont plus fréquentes chez les plantes annuelles et les jeunes feuilles d'herbacées pérennes tandis que les tannins, qui réduisent la digestibilité, sont plus fréquents dans les feuilles âgées et principalement pour les ligneux hauts et les arbustes. READER et SOUTHWOOD (1981) ont étudié, en laboratoire, la consommation du feuillage de quelques espèces caractéristiques de trois stades de la succession (milieux rudéraux ; friches ; forêts) par un groupe de cinq invertébrés herbivores. Ils montrent que l'appétibilité moyenne tend à diminuer le long de la succession (Fig. 5) et analysent ce phénomène en relation avec les défenses chimiques et la teneur en amino-acides de ces plantes.

Dans un contexte différent, SCHOWALTER (1981) montre qu'un Coléoptère, *Dendroctonus* sp., peut jouer un grand rôle dans le passage des forêts de conifères à celles de chênes. L'insecte s'attaque, en priorité, aux pins les plus âgés et aux communautés les plus denses. Les pins morts à la suite de son action constituent un matériel propice au déclenchement d'incendies qui peuvent conduire à un nouveau cycle (voir aussi DE SMIDT et DE HULLU, 1980).

Ces phénomènes, et en particulier ceux qui concernent le rôle des composés chimiques des plantes dans la défense contre les agents pathogènes et les prédateurs, importants pour la succession, en dépassent largement le cadre et doivent être analysés en termes de coévolution entre plantes et herbivores. La pression des herbivores semble être à l'origine de la variation interspécifique et intraspécifique des défenses chimiques (tannins, alcaloïdes...) chez les végétaux (DOLINGER *et al.*, 1973 ; MC KEY, 1974 ; FREELAND et JANZEN, 1974 ; LEVIN, 1976 ; EDMUNDS et ALLSTAD, 1978 ; LACHAISE, 1982 ; LEBRETON, 1982).

5. LA DISSÉMINATION.

La dissémination des diaspores végétales est étudiée depuis longtemps. VAN DER PIJL (1972) cite l'ouvrage d'HOLMBERGER (1783) comme le premier essai de systématique des types de dissémination. Depuis, SERNANDER (1906), RIDLEY (1930), MOLINIER et MULLER (1938), MULLER-SCHNEIDER (1955), VAN DER PIJL (1972), HOWE et SMALLWOOD (1982) ont regroupé et synthétisé (Tableau 2) les connaissances sur la dissémination.

Les études de BEWS (1917, in VAN DER PIJL, 1972) en Afrique du Sud, de MOLINIER et MULLER (1938), ESCARRE (1979) et ACHERAR (1981) dans le Sud de la France, de BARD (1952), DANSEREAU et LEMS (1957) et OPLER *et al.* (1977, 1980) en Amérique, ont mis en évidence les variations des modes de dissémination en relation avec la place dans la succession secondaire (Fig. 6) ; ils obtiennent des résultats concordants : après l'abandon de la culture, les espèces anémochores colonisent l'espace mis à nu. Ces espèces généralement annuelles, produisent en outre de nombreuses diaspores à forte capacité de dispersion (HARPER *et al.*, 1970) qui peuvent être présentes sur la station, avant l'abandon, à l'état de dormance (OOSTING et HUMPHREYS, 1940 ; GUYOT *et al.*, 1960). Elle sont remplacées dans des stades plus âgés par des espèces à dissémination principalement zoochore produisant en général un plus petit nombre de diaspores (SALISBURY, 1942 ; JONES, 1968) ; la banque de graines du sol est aussi moins importante (OOSTING et HUMPHREYS, 1940, LIVINGSTON et ALLESSIO, 1968 ; DONELAN et THOMPSON, 1980) et la viabilité des graines semble souvent plus faible.

L'anémochorie est avant tout une stratégie de quantité. Le vent est un agent de dissémination aléatoire et la production

TABLEAU 2

ANÉMOCHORIE — Diaspores disséminées par le vent.

PLANEURS — Diaspores présentant des dispositifs leur permettant de planer longtemps dans l'air (aigrettes, plumes, poches à air), et/ou diaspores de faible poids.

ROULEURS — Diaspores roulées à la surface du sol.

TIGE PROJÉTANTE — Le vent assure la dissémination des diaspores en secouant les pédoncules ou les rameaux supportant les organes qui les renferment

ZOOCHORIE — Diaspores disséminées par les animaux.

EPIZOOCHORIE — Diaspores disséminées accrochées sur le corps des animaux.

ENDOZOOCHORIE — Diaspores avalées par les animaux. Les graines sont rejetées avec les excréments.

MYRMECOCHORIE — Diaspores présentant une partie extérieure qui contient des huiles (élaïosome). Les fourmis consomment cette partie et rejettent la graine normalement non comestible

DYSZOOCHORIE — Diaspores récoltées et emmagasinées par les animaux pour les consommer ultérieurement. Certaines d'entre-elles ne sont pas retrouvées et peuvent germer.

AUTOCHORIE — Diaspores disséminées par la plante elle-même.

HYDROCHORIE — Diaspores disséminées par l'eau.

BAROCHORIE — Diaspores sans adaptation apparente. A maturité les diaspores se détachent et tombent par gravité

Classification des principaux modes de dissémination d'après MOLINIER et MULLER, 1938 ; VAN DER PIJL, 1972).

d'un grand nombre de diaspores est nécessaire pour assurer une chance de succès (HARPER *et al.*, 1970 ; GADGIL et SOLBRIG, 1972 ; SOLBRIG et SIMPSON, 1974 ; WERNER, 1979 ; ACHERAR, 1981). Selon SHELDON (1974), CARLQUIST (1974), LEVIN et KERSTER (1974) et LEVIN (1981) la dissémination anémochore et un phénomène généralement local ; les diaspores s'éloignent rarement de plus de quelques dizaines de mètres des semenciers.

La zoochorie a souvent été analysée comme le résultat de mécanismes coadaptatifs complexes (MC KEY, 1975 ; C.C. SMITH, 1975) ; son interprétation en termes de coévolution a été discutée et remise en cause, au moins dans sa généralité,

par JANZEN (1980), SNOW (1981) ou WHEELWRIGHT et ORIAN (1982). La zoochorie a été particulièrement bien étudiée dans le cas de la dissémination par les oiseaux et les fourmis ; elle l'a été moins souvent pour ce qui concerne le rôle des mammifères (ALEXANDRE, 1978 ; BROWN *et al.*, 1979 a, b ; CHARLES-DOMINIQUE *et al.*, 1981 ; GAUTIERHION *et al.*, 1981 ; FLEMING et HEITHAUS, 1981).

Les animaux peuvent assurer le transport des diaspores sans contrepartie (épizoochorie), en consommant certains tissus charnus (drupes, arilles...) ou huileux (élaïosomes) de la diaspore (endozoochorie, myrmécochorie), ou en consommant une partie des graines récoltées («illegitimate fruit eaters» de

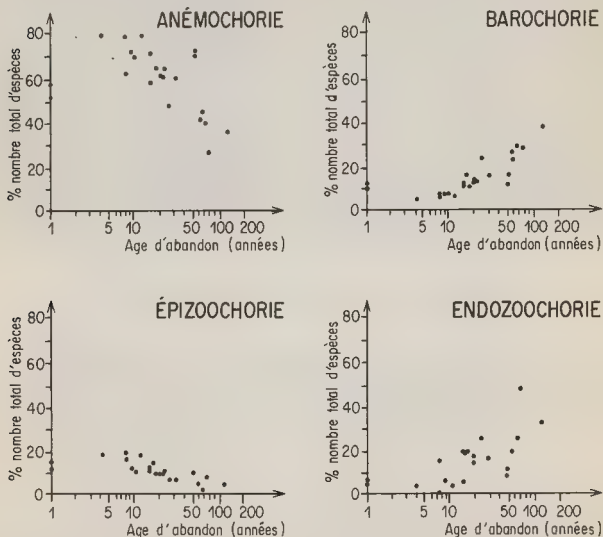


FIG 6. Fréquence relative de quatre modes de dissémination des espèces phanérogames en fonction de l'âge d'abandon de la culture dans la région de Montpellier (d'après ESCARRE, 1979).

SNOW (1971), dyszoochorie).

La dissémination par les animaux, et surtout par les oiseaux, peut augmenter les chances de transport à longue distance (SNOW, 1981) comme en témoigne son importance pour la recolonisation des îles : CARLQUIST (1974) et PORTER (1976) estiment que 60 à 73 % des diaspores des plantes des îles Galapagos ont été transportées par les oiseaux dans leur tube digestif, ou entremêlées avec leur plumage ou dans la boue adhérent à leurs pattes (voir aussi : DARWIN, 1859 et PROCTOR, 1968). Mais l'avantage le plus général est sans doute lié au comportement de l'animal qui assure une plus grande directionnalité de la dissémination et peut déposer les graines dans des milieux plus favorables à la germination et à la croissance des plantes. Nous allons illustrer ce point de vue par quelques exemples concernant différents groupes taxonomiques et différents modes de dissémination.

L'ornithochorie (dissémination par les oiseaux) est le mode de dissémination le plus important pour les espèces végétales des stades avancés de la succession ; selon BRAUN-BLANQUET (1936), 40 % des espèces de la forêt de chêne vert sont à dissémination ornithochore, ce qui tient en partie à ce que le comportement des oiseaux est clairement influencé par la complexité de la structure de la végétation (MAC ARTHUR, 1958 ; MAC ARTHUR et MAC ARTHUR, 1961 ; KARR, 1968 ; BLONDEL *et al.*, 1973). L'invasion des arbres et arbustes à dissémination ornithochore se produit généralement au milieu de la succession. Elle peut être accélérée par l'existence dans une formation ouverte de structures verticales (arbres isolés ; tas de cailloux) pouvant attirer les oiseaux et leur servir de perchoirs ; l'accumulation, au pied de ces structures, de diaspores contenues dans les déjections ou les régurgitations explique l'installation de nombreuses espèces ligneuses (RIDLEY, 1930 ; LIVINGSTON, 1972 ; A. J. SMITH, 1975 ; DEBUSSCHE *et al.*, 1982 ; voir aussi Fig. 7). Un phénomène analogue a été observé pour certaines espèces de chauve-souris (JANZEN, 1978 ; FLEMING et HEITHAUS, 1981).

La myrmécochorie (dissémination par les fourmis) a surtout été étudiée en Australie où elle joue un rôle très important (BERG, 1975 ; RICE et WESTOBY, 1981 ; DAVIDSON et MORTON, 1981 ; BUCKLEY, 1982). Elle semble permettre une dissémination orientée vers des micro-sites (fourmilères) particulièrement riches en éléments minéraux (en particulier en azote) et possédant une grande capacité de rétention pour l'eau (PETAL *et al.*, 1970 ; DAVIDSON et MORTON, 1981) ; ces conditions peuvent permettre une germination rapide et augmenter la production ultérieure de graines (FLOYD, 1966 ; HANDEL, 1976 ; CULVER et BEATTIE, 1978 ; BEATTIE et CULVER, 1981) ; en revanche, la compétition entre les plantes groupées au pied de la fourmilère est probablement augmentée (SHEA *et al.*, 1979). La myrmécochorie a d'autres avantages : elle permet, dans certains cas, de diminuer la prédation par les rongeurs (O'DOWD et HAY, 1980) ; et, dans les successions après feux, les diaspores accumulées à l'intérieur des fourmilères et protégées des hautes températures par la couche du sol seraient prêtes à germer rapidement après destruction du couvert végétal par l'incendie (BERG, 1975).

L'efficacité de la dyszoochorie dépend largement des groupes d'animaux concernés. Dans les formations ouvertes, elle est surtout le fait des fourmis moissonneuses (MOLINIER et MULLER, 1938) ; au fur et à mesure de la fermeture du couvert végétal, les oiseaux et les rongeurs jouent un rôle plus important. Des travaux récents ont démontré que la dépendance des animaux consommateurs de diaspores et des végétaux subissant la prédation est parfois étroite (CHETTERBURGH, 1952 ; C. C. SMITH, 1970, 1975 ; VAN DER WALL et BALDA, 1977 ; STAPANIAN et SMITH, 1978 ; LIGON, 1978) ; le cas du casse-noix (*Nucifraga caryocatactes*) et de l'arolle (*Pinus cembra*) est l'un des mieux étudiés (CROCC, 1978 ; MATTES, 1978).

Les autres modes de dissémination (autochorie, hydrochorie et barochorie) jouent un rôle moins important que les deux précédents dans les successions terrestres. L'hydrochorie a, en revanche, une importance considérable pour la colonisation des îles et les successions en milieux humides (CARLQUIST, 1974 ; PORTER, 1976 ; VAN DER VALK, 1981).

Selon VAN DER PIJL (1972), la barochorie est une catégorie utilisée pour regrouper les diaspores sans moyen apparent de dissémination. Dans nos régions tempérées, ce sont les espèces des stades forestiers à diaspores relativement lourdes (chênes ; certaines espèces de pins) qui sont barochores. La chute des diaspores les rend vulnérables aux prédateurs (rongeurs, insectes) qui, en contre partie, assurent parfois un transport à distance (dyszoochorie). L'époque de chute est souvent assez courte et JANZEN (1970) fait l'hypothèse que les espèces barochores ont une stratégie de «satiété» (voir aussi BOUCHER, 1981). Les prédateurs ne peuvent pas détruire totalement la grande quantité de graines produites pendant un court laps de temps. En région tempérée, MURPHY (1968), SHARP et SPRAGUE (1967) ont remarqué une grande fluctuation inter-annuelle de la production de graines, notamment celle des chênes et une synchronisation entre tous les individus de la même espèce. Selon SMITH (1970), cela pourrait laisser penser à un processus de sélection de groupe : les individus fructifiant asynchroniquement seraient désavantagés par une prédation plus élevée de leurs graines.

En conclusion, le mode de dissémination des diaspores résulte d'un compromis entre deux possibilités : d'une part, la production d'un grand nombre de diaspores dotées de struc-

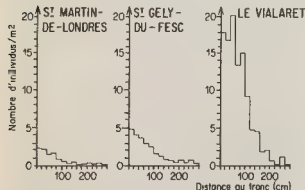


FIG. 7 : Densité de resemis d'espèces à diaspores charnues en fonction de la distance aux troncs d'arbres fruitiers situés dans des vergers de la région de Montpellier abandonnés respectivement depuis 8 ans, 11 ans et 24 ans ; effets de la dissémination par les oiseaux (d'après DEBUSSCHE *et al.*, 1982 ; reproduit avec l'autorisation de Vegetatio).

tures facilitant la dissémination et permettant une invasion rapide des endroits colonisables et, d'autre part, la production d'un petit nombre de diaspores plus lourdes et dotées de réserves importantes, permettant de faire face aux contraintes du milieu et à la compétition avec les autres espèces mais ne permettant pas une installation aussi rapide. Ces deux possibilités constituent les deux extrêmes d'un gradient où toutes les combinaisons sont possibles.

Le long de la succession, les espèces appartenant au second type tendent à remplacer celles du premier type, de telle sorte que la succession paraît en partie résulter des modes de dissémination des espèces et de leur ordre d'arrivée sur la station; il conviendrait cependant de ne pas envisager cette phase indépendamment de la stratégie globale de survie de l'espèce.

6. LES PERTURBATIONS.

Le développement de la succession procède d'un ensemble de processus qui impliquent de longues périodes (OLSON, 1958; MORRISON et YARRANTON, 1973; MAJOR, 1974; RICHARD, 1975) pendant lesquelles des perturbations extérieures à l'écosystème peuvent se produire. Celles-ci sont très nombreuses et très variées et il n'est pas question d'en faire ici une présentation exhaustive; on pourra se reporter, à ce sujet, au travail beaucoup plus complet de WHITE (1979). Nous présenterons rapidement des perturbations de nature très différente pour en montrer la variété et nous mettrons surtout l'accent sur l'action du feu et du vent qui nous semblent jouer un rôle important dans de nombreuses successions.

Les processus physiographiques.

Les perturbations liées à des processus physiographiques et conduisant à la destruction (ou au recouvrement) de l'ancienne surface du sol, ont une action qui paraît actuellement secondaire sur la dynamique de la végétation, si on la compare à celle exercée sur les écosystèmes par les perturbations d'origine anthropique (coupes, défrichements, incendies); mais elles étaient auparavant l'un des moyens les plus efficaces de remise à nu du sol, ou de rajeunissement des écosystèmes. Des références concernant leur importance peuvent être trouvées dans les travaux de MILES (1979), et surtout de WHITE (1979) et FOSTER (1980). Tout en renvoyant à ces auteurs, nous allons fournir des indications concernant le rôle que peuvent jouer dans certaines régions les volcans et les glissements de terrain.

Les coulées de lave produites par les éruptions volcaniques couvrent des étendues de terre préalablement occupées par la végétation (DOCTERS VAN LEEUWEN, 1936; BEARD, 1945, 1976; LEONARD, 1959; LEBRUN, 1960; ONER et OFLAS, 1977; STEHLE, 1979, 1980). Sur ces nouveaux substrats s'installent généralement des communautés pionnières formées par des mousses, des algues et des lichens (SMATHERS et MUELLER-DOMBOIS, 1974; MUELLER-DOMBOIS et ELLENBERG, 1974), mais aussi, directement et sans préparation du milieu, des plantes supérieures (ATKINSON, 1970; CARLQUIST, 1974).

Les glissements de terrains créés à la suite de tremblements de terre en forêt tropicale (GARDWOOD *et al.*, 1979) ou en forêt tempérée (FLACCUS, 1959; VEBLEN et ASHTON, 1978) peuvent dévaster de grandes superficies en particulier en région montagneuse. Selon GARDWOOD *et al.* (1979), un

tremblement de terre de 1935 a dénudé en Nouvelle-Guinée 130 km² de forêt vierge tropicale. La vitesse de recolonisation de ces zones semble dépendre largement de leur taille et pourrait être comprise entre 50 et 500 ans tandis que les glissements pourraient se produire tous les 200 à 1000 ans dans les zones les plus exposées (FOSTER, 1980).

Le vent.

L'action du vent sur la végétation se manifeste principalement par la création de chablis. Ce sujet a déjà été traité lorsque nous avons étudié les cycles de blocage et de sénescence. Le problème est abordé à nouveau, dans ce paragraphe, parce que l'origine et la taille des chablis sont différentes: dans un chablis créé par la chute d'un arbre mort à la suite de la dégradation des tissus ligneux de soutien, l'arbre, en tombant, peut entraîner certains de ses voisins, mais l'événement reste d'une taille relativement modeste. Un vent violent, au contraire, peut provoquer la chute d'un grand nombre d'arbres, morts ou vivants, et conduire à des changements importants dans la composition et la dynamique de la végétation des écosystèmes. De nombreux travaux ont mis en évidence l'importance du vent sur le devenir des successions en région tropicale (RICHARDS, 1952; WEBB, 1958; GOMEZ-POMPA, 1971; WEBB *et al.*, 1972; OLDEMAN, 1974; RICHARDS et WILLIAMSON, 1975; LEIGH, 1975; STRONG, 1977; CONNELL, 1978; NAMUR, 1978; BONNIS, 1980) et en région tempérée (BRAY, 1956; WRIGHT, 1974; HENRY et SWAN, 1974; SPRUGEL, 1976; OLIVER et STEPHENS, 1977; LORIMER, 1977; LEMEE, 1978; FALINSKY, 1978 a; BREWER et MERRIT, 1978).

La reconstitution de l'histoire d'une forêt, à partir de la datation des fragments de troncs morts et des arbres vivants présents dans l'écosystème, s'est avérée être un outil important pour l'étude diachronique de la dynamique de la végétation sur des périodes relativement longues (300 ans) et a permis de mettre en évidence la fréquence des chablis. OLIVER et STEPHENS (1977) ont reconstitué avec cette méthode l'histoire d'une forêt du Massachusetts (États-Unis). Les échantillons de troncs ont été récoltés sur une surface de 0,36 ha. Les résultats ont montré qu'entre 1803 et 1952, 14 événements ont provoqué des perturbations majeures de la forêt; l'importance des chablis créés lors de telles catastrophes conditionne le devenir de la succession:

- les perturbations mineures, affectant 2 ou 3 arbres, permettent à des espèces du sous-bois (bouleau et érable) de devenir des espèces dominantes de la voûte;

- les perturbations majeures peuvent conduire à la mise en place d'une nouvelle classe d'âge de l'espèce dominante (chêne).

Une étude similaire réalisée dans le New Hampshire (HENRY et SWAN, 1974) aboutit à la même conclusion. La répartition des espèces dans la forêt est le résultat de leurs réactions vis-à-vis des facteurs exogènes (dans ce cas: le vent), en accord avec leurs exigences écologiques, le bouleau se développe en priorité sur les petites élévations du terrain créées par le «disque racinaire» d'un arbre tombé d'un chablis, tandis qu'un grand nombre de germinations d'érable s'installent dans les dépressions laissées par ces mêmes racines (voir aussi: WOGL, 1973).

En Pologne, FALINSKY (1978 a) a étudié les conditions de chute de 250 arbres tombés sous l'action du vent dans la forêt de Bialowieza (Tableau 3). La plupart des feuillus (95 à 100 %)

TABLEAU 3

FORÊT DE BIALOWIEZA POLOGNE	NOMBRE D'ARBRES	ÉTAT DE L'ARBRE LORS DE LA CHUTE (%)		CAUSE DE LA CHUTE (%)		
		vivant	mort	vent	chute d'autres arbres	divers
COMMUNAUTÉS espèces d'arbres						
TILIO-CARPINETUM	113					
<i>Picea abies</i>	89	49	51	94	5	1
Caducifoliés	24	100	0	75	25	0
PINO-QUERCETUM	137					
<i>Picea abies</i>	79	49	51	86	14	0
<i>Pinus sylvestris</i>	19	32	68	89	11	0
Caducifoliés	39	95	5	79	18	3

État des arbres au moment de leur chute et circonstances de cette chute dans la forêt de Białowieża, Pologne (d'après FALINSKY, 1978 a. reproduit avec l'autorisation de Vegetatio).

étaient tombés de leur vivant : parmi les résineux, 50 % environ de l'échantillon étaient formés par des individus déjà morts sur pied. L'angle de chute correspondant généralement à la direction des vents dominants. La superficie des trous laissés par le désouchement oscille entre 2 et 40 m² par arbre ; ils sont remplis d'eau et envahis par des espèces annuelles, non forestières, qui commencent la séquence de cicatrization et peuvent persister pendant une dizaine d'années. Dans l'association du Tilio-Carpinetum, l'auteur a calculé que les arbres tombés occupent de 12 à 15 % de la superficie totale de la forêt. En 10 ans, les 2/3 de cette superficie sont affectés par les processus d'accumulation et de décomposition de la matière organique en provenance des troncs morts.

Certains écosystèmes ont paradoxalement besoin pour persister de l'action des vents violents qui entraînent leur destruction. Selon VOGL (1980), les mangroves des Everglades dans le Sud de la Floride sont détruites par les ouragans qui sévissent périodiquement. Les débris forment une sorte de barrage qui empêche l'arrivée d'eau salée dans l'écosystème ; les conditions sont alors favorables pour le redémarrage d'un nouveau cycle.

Le feu.

Les effets des feux sur la végétation sont étudiés depuis longtemps par les écologues en raison de leurs conséquences économiques négatives (par exemple, pour la France : YSA-BEAU, 1844 ; DERIBBE, 1865 ; BRAUN-BLANQUET, 1936 ; LAURENT, 1937 ; KUHNHOLTZ-LORDAT, 1938 ; TRABAUD, 1980 ; et dans le monde : DAVIS, 1959 ; KOZLOWSKY et AHLGREN, 1974 ; MOONEY et CONRAD, 1977 ; CONRAD et OECHEL, 1982 ; voir aussi la bibliographie de ECKELS *et al.* 1976, 1979, 1980, 1981).

L'action du feu sur le milieu naturel a pour conséquences les plus remarquables (cf. ROBERTSON (1979) pour plus de détails) :

- l'élimination plus ou moins totale du couvert végétal ;
- l'échauffement de la surface du sol à des températures

élevées (GIMINGHAM, 1971 ; TUNSTALL *et al.*, 1976 ; DE BANO *et al.*, 1977 ; TRABAUD, 1979) et, parfois létales pour les organismes vivants ;

— la destruction de la matière organique (DAUBEN-MIRE, 1968) et l'altération des propriétés physiques, chimiques et biologiques des sols (VOGL et SCHORR, 1972 ; CHRISTENSEN, 1973 ; CHRISTENSEN et MULLER, 1975 ; DE BANO *et al.*, 1977 ; DE BANO et CONRAD, 1978)

— le transfert dans le sol, et la perte lors de l'incendie, d'une partie des éléments minéraux présents dans la biomasse (AHLGREN et AHLGREN, 1960 ; CLAYTON, 1976 ; DE BANO et CONRAD, 1978 ; OHMANN et GRIGAL, 1979 ; DOWNER et HARTER, 1979 ; RAISON, 1980 ; TRABAUD, 1980).

Les végétaux des régions qui subissent le feu avec une certaine périodicité ont été sélectionnés et présentent une série d'adaptations assurant la survie ou permettant une colonisation rapide du milieu (GILL, 1977). Parmi ces adaptations, soulignons :

— la capacité à rejeter de souches, très répandue parmi les espèces des régions méditerranéennes (BRAUN-BLANQUET, 1936 ; SPECHT, 1973 ; MOONEY et PARSONS, 1973 ; NAVEH, 1975, 1977 ; TRABAUD, 1980 ; GILL et GROVES, 1981) et les espèces de landes (DEBUSSCHE, 1978 ; LITTLE, 1979 ; MILES, 1979). Cette capacité s'affaiblit parfois avec l'âge de l'individu comme l'ont montré KAYLL et GIMINGHAM (1965) et MILLER et MILES (1970) pour la callune ;

— l'existence d'organes souterrains (bulbes, rhizomes) protégés du feu par enfouissement dans le sol (NAVEH, 1975) ;

— une écorce épaisse permettant de résister aux températures élevées ; l'exemple le plus commun en région méditerranéenne est le chêne liège (LE HOUEROU, 1974). D'autres exemples ont été donnés par KRUGER (1977) pour le fynbos

sud-africain ;

— la libération des graines ou la stimulation de leurs capacités germinatives après le passage du feu ; citons le cas de certaines espèces de pins (LITTLE et SOMES, 1964 ; LEDIG et LITTLE, 1979 ; TRABAUD, 1980), de cistes (JUHREN, 1966 ; ETIENNE, 1977 ; TRABAUD, 1980 ; VUILLEMIN et BULARD, 1981), d'ajoncs (HOSSAERT-PALAUQUI, 1980) et de la callune (GIMINGHAM, 1972). Le passage du feu est parfois indispensable : PURDIE et SLATYER (1976), PURDIE (1977 a, b) et NOBLE et SLATYER (1977) ont décrit la stratégie de survie de deux ligneux bas de la forêt sclérophylle australienne : *Acacia genistifolia* et *Dillwynia retorta* ; ces deux espèces se régénèrent après le passage du feu à partir des graines emmagasinées dans le sol ; si l'absence de feu persiste pendant longtemps (20 ans et plus), ces deux espèces peuvent être éliminées. D'autres exemples sont donnés par SPECHT *et al.* (1958) et BISWELL (1974).

Il ne faudrait pas voir dans ces caractères une adaptation exclusive aux incendies ; certains d'entre eux jouent aussi un rôle de protection contre la sécheresse qui sévit souvent dans les régions à incendies fréquents (TRABAUD, 1980).

Les effets du feu dépendent, en général, de la végétation en place à l'époque de passage des feux, de leur intensité et de leur périodicité (DALBENMIRE, 1968 ; ROBERTSON, 1979 ; LITTLE, 1979 ; TRABAUD, 1980 ; HEINSELMAN, 1981). TRABAUD (1970, 1974), remarque que les feux d'automne et d'été diminuent plus nettement que les feux de printemps, la capacité de rejeter de souche du chêne vert et du chêne kermès.

Les études récentes de la succession après incendie dans le Bas-Languedoc (TRABAUD, 1980 ; TRABAUD et LEPART, 1980) ont montré que les formations brûlées se régénèrent normalement après un court laps de temps qu'il s'agisse de formations ligneuses-hautes, ligneuses-basses ou herbacées. Des résultats similaires ont été obtenus dans le chaparral californien (HORTON et KRAEBEL, 1955 ; PATRIC et HANES, 1964 ; HANES et JONES, 1967 ; HANES, 1971), dans les landes écossaises (GIMINGHAM, 1972) ou australiennes (SPECHT *et al.*, 1958 ; PURDIE et SLATYER, 1976 ; PURDIE, 1977 ; GILL et GROVES, 1981), dans le fynbos sud-africain (KRUGER, 1977) et, avec une périodicité beaucoup plus faible, dans les forêts du nord de l'Europe (ZACKRISSON, 1977) et de l'Amérique (HEINSELMAN, 1981).

L'analyse de ces travaux permet de mettre en évidence un certain nombre d'aspects qui distinguent les successions après feu des autres successions (en particulier, des successions post-culturelles) ; ce sont :

— le redémarrage immédiat de la végétation après le feu par rejet de souche ;

— le rôle mineur joué par les espèces annuelles dans la dynamique de la végétation les premières années après le feu ; TRABAUD (1980) trouve moins de 10 % de thérophytes pendant les deux ou trois années suivant un feu dans les principales formations du Montpellicier, alors que ESCARRE (1979) en trouve 70 % dans une succession post-culturelle de la même région ! ;

— le recouvrement rapide de la végétation après le feu : selon, KRUGER (1977), le fynbos atteint 80 % de recouvrement entre quatre et dix ans après le passage du feu ; TRABAUD (1980) obtient des résultats similaires dans les formations de chêne vert du Bas-Languedoc ;

— l'accumulation de matériel végétal combustible au bout de 4 à 10 ans suffisante pour réinitier un nouvel incendie ;

— la persistance de ces formations pendant vingt à trente ans ; elles atteignent rarement cet âge puisque les conditions sont créées pour le passage d'un nouveau feu d'autant plus violent qu'il surviendra plus tard.

Tout essai de synthèse se heurte à des exemples contraires au schéma ébauché et qui illustrent la complexité des phénomènes. En voici quelques-uns :

● Dans la région des Pine Barrens au New Jersey (États-Unis) les feux périodiques ont favorisé la mise en place de formations dominées par les pins (*Pinus rigida* et *Pinus echinata*) et empêché l'établissement des chênes. Les incendies en période de forte sécheresse sont néfastes pour le chêne puisque le rejet de souche de cette espèce est alors impossible et que toute la matière organique est consommée par le feu. Dans ce cas, seuls les semis de pins sont aptes à germer et à occuper la station (LITTLE, 1979).

● En Angleterre, les landes qui ont subi des feux intenses ne présentent pas de signes de colonisation par les végétaux depuis 70 ans et sont soumises à un processus accéléré d'érosion (MALTBY, 1980). En Bretagne, CLEMENT *et al.* (1980) et CLEMENT et TOUFFET (1981) ont montré que la végétation muscinale très importante après un incendie peut empêcher l'installation d'autres espèces.

● Les feux périodiques peuvent affaiblir la capacité de rejeter de souche de certains arbustes favorisant ainsi les végétaux herbacés. En Afrique du Sud, TROLLOPE (1971) a ainsi pu transformer un maquis de *Cliffortia linearifolia* en prairie (cf aussi GILL et GROVES, 1981). Ils s'agit donc d'une succession régressive suivant la terminologie de LUDI (1930). Des expériences analogues ont été réalisées dans le Languedoc par une équipe du C.E.P.E. (P. POISSONET *et al.*, 1978, 1981 b). Il s'agissait, entre autres choses, de savoir si des feux contrôlés répétés permettent le passage d'une garrigue de chêne kermès (*Quercus coccifera*) à une pelouse à Brachypode rameux (*Brachypodium ramosum*), selon le schéma proposé par BRAUN-BLANQUET (1936) à partir d'observations synchroniques ; cette expérience, après douze années et jusqu'à six mises à feu sur une station, n'a pas abouti à ce résultat puisque la plupart des espèces ligneuses caractéristiques de la garrigue persistent encore dans la formation végétale modifiée. Un laps de temps plus important et/ou l'intervention de perturbations d'une autre nature semblent nécessaires pour aboutir au résultat escompté par BRAUN-BLANQUET (1936).

En conclusion, l'évolution des communautés végétales après le passage du feu est caractérisée par une relative stabilité écologique et floristique (TRABAUD et LEPART, 1980). Le feu, même lorsqu'il est fréquent n'aboutit généralement pas à une dégradation irréversible des communautés en place comme tendraient à le faire croire des conditionnements socio-culturels (VOGL, 1977). Il semble bien que la notion de succession régressive ait été trop largement utilisée à ce propos. Il ne faut cependant pas oublier que la végétation des régions méditerranéennes est souvent constituée de stades intermédiaires de la succession ; l'arrêt des incendies permettrait l'installation de formations plus denses mais aboutirait sans doute à un beaucoup moins grande diversité du paysage. Le feu est un des éléments de la conservation de certains paysages méditerranéens.

Les effets de la sécheresse

La sécheresse est sans doute, après le vent, une des caractéristiques du climat dont l'effet sur la végétation a été le plus étudié. Outre le rôle qu'elle joue pour augmenter la fréquence des incendies (voir TRABAUD (1980) pour le Bas-Languedoc), elle peut conduire à des fluctuations du niveau hydrostatique des lacs, étangs et tourbières qui conditionnent la dynamique de la végétation de ces biotopes (CHASSAGNE et DENIS, 1927 ; GAUDET, 1977 ; VAN DER VALK, 1981). WEAVER et ALBERTSON (1943, 1944), ALBERTSON et WEAVER (1944), ALBERTSON *et al.* (1957) ont étudié les effets des grandes sécheresses de 1933 à 1940 et de 1952 à 1955 sur la végétation des prairies du centre-ouest des États-Unis. Les principales conséquences pour les écosystèmes ont été : une diminution de 85 % à 21 % du recouvrement total des espèces, une augmentation très importante de l'érosion, le remplacement des « espèces climatiques » de la prairie par d'autres espèces adaptées à la sécheresse (parmi elles : des Cactacées). Pendant les périodes humides, les espèces naturelles recolonisent et stabilisent les sols : les « espèces climatiques », généralement des graminées, apparaissent plus tard, lorsque les conditions sont redevenues propices.

Les effets de la sécheresse sont encore plus nets en zone aride avec les phénomènes de désertification qui sont souvent liés à l'action de l'homme (voir, par exemple : FLORET, 1981 ; LE HOUEOU, 1981 ; FLORET et PONTANIER, 1982).

Les perturbations liées aux animaux

Les animaux sont à l'origine de perturbations de la végétation de taille souvent relativement modeste. En plus de leur rôle de prédateur, ils peuvent intervenir en modifiant le milieu par la construction de taupinières, fourmilières ou termitières dont l'importance écologique a été analysée par PLATT (1975), PLATT et WEIS (1977) et KING (1977 a, b, c) ; ils contribuent aussi à modifier la surface du sol par piétinement ou fouissage. Ces actions peuvent favoriser le maintien de la diversité de la végétation. Dans certains cas, les « niches de régénération » ainsi créées permettent l'installation des ligneux (MILES et KINNAIRD, 1979) et influencent de façon significative le déroulement de la succession.

L'action directe ou indirecte de l'homme

Elle s'exerce depuis des millénaires de façon très diversifiée sur la dynamique de presque tous les écosystèmes du globe. Certaines de ces actions (feux, pâturage) ont été étudiées. Nous allons maintenant présenter, de façon succincte, d'autres phénomènes d'origine anthropique ayant une grande influence sur la dynamique de la végétation. Dans le cas des friches, KEEVER (1950), ODUM (1960) et BAZZAZ (1968) ont montré que l'époque d'abandon conditionne la composition floristique de la placette pendant les premières années de la succession. La taille et la forme de la parcelle, le précédent cultural ont aussi une influence sur la vitesse d'envassement des espèces ; GOLLEY (1977) décrit des blocages de la succession dans des grandes parcelles en raison des difficultés de colonisation des ligneux-hauts à partir des bordures, ACHERRAR (1981) a trouvé que seulement 2 % des graminées de pin d'Alep, espèce à dissémination anémochore, dépassent une distance de 24 mètres de la source et que près de la moitié des graminées (44 %) tombent à côté des semenciers (voir aussi chapitre III, section 5).

Le mode de culture, et en particulier l'emploi de plus en plus

fréquent d'herbicides, peut avoir une très grande influence sur la succession après abandon. Par exemple, MAILLET (1981) a mis en évidence l'installation d'espèces ligneuses dans les vignes et les vergers traités au moyen d'herbicides sélectifs ; l'abandon leur permet alors d'occuper rapidement toute la parcelle. MALONE (1969) et SHURE (1971) ont étudié les effets de l'application d'insecticides sur la végétation des premiers stades d'une succession post-culturelle. Ils ont constaté une augmentation de la richesse spécifique, de la diversité et de la densité des espèces végétales dans les parties traitées par rapport aux témoins. Plusieurs mécanismes ont été proposés pour expliquer ce fait ; en particulier, la disparition des insectes phytophages et les effets de phytotoxicité différentielle peuvent permettre la germination de plantes qui, dans les conditions du témoin, sont éliminées par la prédation ou la compétition.

L'utilisation des engrais produit aussi des modifications de la dynamique de la végétation, notamment une augmentation significative de la densité des individus et de la productivité primaire des communautés végétales (MELLINGER et MC NAUGHTON, 1975). Selon ces auteurs, ces variations sont plus accusées dans les communautés plus jeunes (6 ans d'abandon) que dans celles plus âgées (17 ans d'abandon). WILLIS (1963), DELPECH (1971), THURSTON *et al.* (1976) et VAN DER MAAREL (1980 b) constatent que le nombre d'espèces diminue avec la fertilisation. DELPECH (1975) a montré que l'utilisation de la fumure minérale pendant 7 ans permet le passage d'une pelouse alpine (appartenant à la classe des *Cariacetea curvulae*) à une végétation prairiale (*Molinio-Arrhenatheretea*). Le nombre d'espèces caractéristiques du premier groupement diminue de 26 à 12 tandis que le nombre de celles du second passe de 8 à 15.

Les conséquences de l'exploitation des herbages par la coupe ont été étudiées par de nombreux écologues (en particulier, en France : DELPECH, 1975 ; P. POISSONET *et al.*, 1978 ; J. POISSONET *et al.*, 1981 ; POISSONET et THIAULT, 1978). Les résultats sont assez différents de ceux obtenus sous l'action du pâturage, ce qui est probablement dû à ce que la coupe est beaucoup moins sélective que l'action du troupeau.

En forêt les modes de régénération après coupe et la succession ont été étudiés par QUEZEL et GRANÉL DE SOLIGNAC (1953), TREGUBOV (1959) (voir aussi, chapitre I). Dans les forêts amazoniennes de caatinga, UHL *et al.* (1982) ont montré l'importance du type de perturbation sur le devenir de la végétation. Les espèces de la forêt primaire rejettent de souche après une coupe, ce qui permet à la végétation primitive de se réinstaller. Au contraire, après incendie, ces espèces sont remplacées par des espèces de la forêt secondaire. L'utilisation des bulldozers, qui éliminent les horizons supérieurs, empêche la régénération des espèces ligneuses. Ces auteurs ont montré qu'après coupe ou feu il faut une centaine d'années pour que les valeurs de biomasse de la forêt primitive soient à nouveau atteintes ; dans le cas de sites détruits par le bulldozer, ils estiment qu'il faudrait un millier d'années.

Les terroirs produits par les déchets des exploitations minières, constituent des « loits de terre vierge », susceptibles d'être colonisés par la végétation. En Grande Bretagne, ces terres occupent environ 55 000 ha, qui constituent 0,4 % de la surface du pays (BRADSHAW et CHADWICK, 1980). Ces substrats présentent des compositions minérales particulières, avec des déficiences en azote et des excès en métaux lourds et

salinité (BRADSHAW *et al.*, 1975). La colonisation des espèces végétales se produit généralement de 10 à 20 ans après la formation du terri (ROBERTS *et al.*, 1980). L'amendement de ces substrats avec des engrais et l'ensemencement avec plusieurs espèces de trèfle permettent une accélération de la succession (cf. DANCER *et al.*, 1977 a, b, c; FRAIN, 1981). Dans le Nord de la France, on compte plus de 250 terri édifiés à partir de schistes et de grès carbonifères ; ils représentent environ 500 millions de m² de terre (PETIT, 1980). D'après cet auteur, le passage du sol nu à une bétulaie ou à une fruticée à *Crataegus monogyna* peut s'effectuer en 40 ou 60 ans selon la nature du terri.

Les effets des radiations gamma (césium 137) sur la dynamique de la végétation dans la forêt de Brookhaven (États-Unis) ont été étudiés depuis 1963 (WOODWELL, 1967; WHITTAKER et WOODWELL, 1973; OLSWING, 1979). Les résultats de ces travaux font ressortir une disparition des végétaux ligneux au cours de l'expérience. Près de la source, seuls sont restés des lichens corticoles. Deux espèces herbacées, *Carex pennsylvanica* et *Rubus* sp. pl. ont vu leurs effectifs augmenter dans la zone comprise entre 20 et 40 m de la source ; *Rumex acetosella* a colonisé progressivement des zones de plus en plus proches de cette source : 22 m en 1969, 17 m en 1976. La zone de diversité maximale se situe entre 60 et 70 m en 1976, 20 m plus loin qu'en 1968. En outre, le pourcentage d'espèces annuelles par rapport à l'ensemble de la flore herbacée a augmenté pendant les cinq premières années de l'expérience pour diminuer après d'une manière constante.

IV — MODÈLES DE SUCCESSION

L'étude de la succession a conduit à réunir de nombreuses observations décrivant les remplacements d'espèces ou de communautés végétales, ou analysant des processus précis (dissémination, taux de germination et patron de mortalité des espèces, vitesse de croissance...). Il paraît utile de relier toutes ces observations entre elles et pour cela de construire, suivant l'expression de MAY (1976), « a broad theoretical framework within which to assemble an otherwise indigestible mass of field and laboratory observations ».

En l'absence d'une théorie générale bien établie, les observations réalisées peuvent être replacées dans un cadre plus limité et plus fonctionnel correspondant à la succession étudiée, on peut alors avoir recours à des modèles en les considérant comme des « expressions formelles des éléments essentiels d'un problème en termes physiques ou mathématiques » (JEFFERS, 1981). Il doit être clair que ces modèles font référence, de façon souvent implicite, à une théorie ou à une conception de la succession et que, de ce fait, ils ne sont valables que si cette théorie s'applique bien à la succession étudiée. Nous allons essayer d'analyser quelques-uns de ces modèles en nous restreignant à ceux qui à la fois répondent à la définition précédente (en y adjoignant un modèle dont la formalisation est précise quoique non mathématique) et sont centrés sur la notion de succession. Une première observation est qu'ils sont peu nombreux et peu variés sur le plan mathématique, puisqu'on trouve seulement trois ou quatre grandes familles de modèles quantitatifs, mais qu'ils ont été appliqués à un assez grand nombre de situations.

Quelques-uns de ces modèles ont été présentés en les clas-

sant suivant les catégories d'espaces prises en compte par SHUGART et WEST (1980), et suivant leur structure mathématique par SLATYER (1977) et USHER (1981) ; ce dernier s'est surtout intéressé aux modèles markoviens. Dans notre présentation, nous adoptons une approche assez voisine de celle de SLATYER mais plus orientée vers le type de données utilisées.

1. LES MODÈLES FONCTIONNELS

Il s'agit généralement de modèles stationnels basés sur l'étude de l'installation, de la croissance et de la mort des individus d'une station. La compétition est le processus auquel il a été accordé le plus d'importance (compétition pour la lumière en général). Le prototype de ces modèles est le modèle JABOWA de BOTKIN *et al.* (1972) qui a, semble-t-il, deux précurseurs : le modèle de LEAK (1970) et celui de SICCAMA *et al.* (1969). Ce modèle a été mis en place à partir des données récoltées à Hubbard Brook dans le cadre d'un programme de recherche très important. Les principaux résultats des études réalisées sur cette station ont été publiés par LIKENS *et al.* (1977), BORMANN et LIKENS (1979) ; la succession a été plus particulièrement étudiée dans cette région par FORCIER (1975).

Le modèle prend en compte toute une série de caractéristiques des arbres qui sont principalement :

- l'âge maximum,
- le diamètre et la hauteur maximums,
- la relation hauteur/diamètre,
- la relation poids de feuille/diamètre,
- le taux de photosynthèse/lumière,
- la croissance/conditions climatiques,
- l'amplitude écologique des espèces,
- le nombre des resemis/conditions d'ensoleillement.

La station est caractérisée sur les plans édaphiques et climatiques.

Les données utilisées ont souvent la forme de relations entre variables ; il paraît difficile de les réunir au niveau d'une petite région ; cela implique de réaliser des études plus au niveau de l'individu ou de la population qu'au niveau de la communauté et de les conduire sur la plupart des espèces potentiellement dominantes dans un territoire.

Le modèle est compartimenté en fonction des processus ou des fonctions prises en compte ; les compartiments ont souvent des noms évocateurs (BIRTH, GROW, KILL, CUT...). Chaque compartiment est bâti autour de quelques fonctions ou équations différentielles reliant entre eux les principaux paramètres. A titre d'exemples :

— la croissance annuelle est une fonction de l'indice de surface foliaire multiplié par un coefficient permettant de tenir compte de la part d'énergie nécessaire à l'entretien des tissus vivants ; elles est ensuite modifiée par des fonctions du climat (ensoleillement, températures, précipitations...);

— le nombre de resemis annuel dépend des caractéristiques écologiques des espèces, en particulier de leur tolérance à la lumière ou à l'ombre ; en raison du caractère « imprévisible » de la régénération sur le terrain, les résultats obtenus sont modifiés par des fonctions aléatoires ;

— les facteurs de mortalité sont supposés dépendre de l'âge et de la vitesse de croissance des arbres ;

— les variations des conditions de milieu (en particulier d'altitude) sont prises en compte à travers la notion de degré-jour.

Selon BOTKIN *et al.* (1972), les paramètres pris en compte permettent de prévoir de façon précise l'évolution, au cours du temps, de la surface basale ou de la densité des principales espèces forestières d'une station ; d'après ces auteurs, une amélioration serait à rechercher plus dans une meilleure spécification des paramètres que dans la prise en compte de nouvelles caractéristiques.

Le modèle a été ensuite assez largement diffusé pour s'adapter à de nouvelles situations écologiques :

— le modèle FORET a été utilisé par SHUGART et WEST (1977) pour étudier les conséquences de la destruction du châtaignier, *Castanea dentata*, par une maladie cryptogamique et par WEST *et al.* (1980) pour analyser les conséquences de la pollution de l'air ;

— le modèle SWAMP de PHIPPS (1979) simule les effets de la fréquence des inondations de la White River (Arkansas) ;

— le modèle KIAMBRAM de SHUGART *et al.* (1981a) permet d'analyser les conséquences de coupes sur la végétation des forêts tropicales d'Australie ;

— le modèle BRIND (SHUGART et NOBLE, 1981 ; SHUGART *et al.*, 1981b) a été utilisé pour simuler la dynamique de plusieurs forêts d'*Eucalyptus* situées dans différents étages de végétation de Brindabella Range (Australie). Deux cas ont été étudiés : l'un en l'absence de feux de végétation ; l'autre avec une probabilité d'incendie de 0,02 par an (Fig. 8).

— le modèle FOREST de EK et MONSERUD (1974) paraît être le modèle de succession en forêt le plus complexe et le plus détaillé (SHUGART et WEST, 1980) ; en particulier il tient compte de la position des arbres les uns par rapport aux autres. De par sa complexité, il est difficile de le transposer à d'autres situations, et il a été rarement appliqué. Toutefois, RANNEY *et al.* (1981) l'ont modifié et utilisé pour analyser

l'influence des lisières dans la dynamique de la végétation d'îlots forestiers et JOHNSON *et al.* (1981) pour étudier l'importance de la pluie de graines dans le même contexte :

— d'autres applications de ces modèles ont été le fait de BOTKIN et MILLER (1974), REED et CLARK (1976), DOYLE (1981).

Le principal intérêt de ces modèles est de réunir en un ensemble cohérent de nombreuses variables caractéristiques du déroulement de la succession et de fournir un moyen de juger de leur importance relative. Ils sont, en général, assez souples pour tenir compte de certains changements écologiques (le modèle peut être déplacé le long de gradients du milieu), de modifications de la gestion par l'homme ou de perturbations (feux contrôlés, introduction d'espèces, maladies...) et même dans le cas du modèle FOREST, de la position spatiale de la station considérée ; ces possibilités ont été parfois utilisées dans la phase de validation du modèle. Si, dans quelques cas, l'objectif principal est l'identification ou la mise en évidence des processus les plus importants de la succession (BOTKIN, 1981 ; SHUGART *et al.*, 1981b), il s'agit de façon plus générale de prédire l'évolution de la végétation sur de longues périodes. Il semble que les résultats obtenus soient assez bien en accord avec les observations disponibles (BOTKIN *et al.*, 1972 ; SHUGART et WEST, 1977 ; KESSEL, 1979 ; SHUGART *et al.*, 1981b), mais celles-ci sont souvent très fragmentaires et se limitent, en général, aux connaissances et à l'expérience d'écologues chevronnés. Dans ce cas, le modèle est considéré comme valide lorsqu'il fournit une estimation du changement *a priori* aussi bonne que celle des écologues de terrain. On touche ici une des limites des modèles de succession puisque les résultats ne sont pas validés par rapport au réel, mais par rapport aux modèles verbaux d'écologues expérimentés, ce qui paraît assez insuffisant (selon les critères de FORRESTER, 1968).

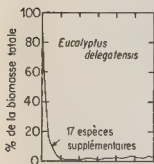
Ces modèles présentent aussi toute une série de limitations : ils ne semblent être efficaces que pour une formation végétale (souvent forestière) ; ils sont limités à une station, et, à l'exception du modèle FOREST d'EK et MONSERUD (et de quelques modèles de coraux), ils ne prennent pas en compte les effets spatiaux, pourtant très importants pour la dissémination des espèces ou même pour la compétition. Les processus de régénération qui sont complexes et déterminent pour une large part la succession paraissent être très schématisés et ne pas avoir reçu la considération qu'ils méritent.

2. LE MODÈLE DES MATRICES DE TRANSITION

Il s'agit de prévoir, de façon empirique, les modifications futures de la végétation en fonction de la situation actuelle et des changements passés. Le modèle le plus utilisé dans cette optique est le modèle de matrice de transition. On définit les n états que peut présenter la végétation et on calcule les probabilités de passage d'un état à un autre $p(i, j), i, j \in [1, n]$ pendant un certain temps Δt . La matrice est supposée constante dans le temps et la multiplication d'un vecteur d'état au temps t par la matrice P des probabilités de passage permet de connaître le vecteur au temps $t + \Delta t$ (voir tableau 4). Ce type de modèle qui constitue une extension du modèle de LESLIE (1945, 1948) a d'abord été utilisé par les forestiers pour analyser la croissance d'un peuplement d'arbres et les conséquences de différents modes de gestion (USHER, 1966 ; HOOL, 1966 ; BOSCH, 1971 ; MOSER, 1972 ; PEDEN *et al.*, 1973).

FORÊT DU BRINDABELLA RANGE

FEUX



ABSENCE DE FEUX

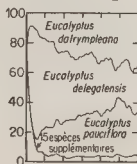


FIG. 8 : Dynamique simulée sur 600 ans de forêts d'*Eucalyptus* situées dans le Brindabella Range (Australie). Chaque graphique est le résultat moyen de cinquante essais de simulation (d'après SHUGART *et al.*, 1981b reproduit avec l'autorisation de Springer-Verlag).

ANDERSON (1966) l'a introduit en écologie pour étudier la dominance des espèces dans une communauté végétale et la stabilité de cette communauté face à des changements écologiques. Par la suite, WILLIAMS *et al.*, (1969) ont analysé les discontinuités spatiales et temporelles dans une série de plaquettes permanentes au moyen de matrices de transition. La première utilisation dans une optique prédictive est celle de WAGGONER et STEPHENS (1970). Depuis, les matrices de transition ont été largement utilisées pour prédire le déroulement de la succession dans des situations variées. La succession a été analysée à plusieurs échelles de perception, allant : — de la station (HORN, 1975 a, b ; AUSTIN, 1980 ; LEGG, 1980 ; AUSTIN et BELBIN, 1981) ;

— à des régions entières (WAGGONER et STEPHENS, 1970 ; GODRON et LEPART, 1973 ; JOHNSON et SHARPE, 1976 ; DEBUSSCHE *et al.*, 1977 ; FLORET *et al.*, 1978 ; KAUPPI *et al.*, 1978).

Les états pris en compte sont, soit des espèces végétales (ANDERSON, 1966 ; HORN, 1975 a, b.), des catégories d'espèces (KAUPPI *et al.*, 1978 ; ACEVEDO, 1981), les éléments d'une mosaïque (LEGG, 1980) déterminés par des méthodes de classification automatique (WILLIAMS *et al.*, 1969 ; AUSTIN, 1980), soit des unités de végétation définies par la dominance d'une ou deux espèces (WAGGONER et STEPHENS, 1970 ; GODRON et LEPART, 1973. BELLE-FLEUR, 1981) ou par des critères de surface basale (JOHNSON et SHARPE, 1976).

Les éléments de la matrice sont parfois estimés à partir d'une analyse de la végétation à un instant donné :

— recherche des traces de la végétation passée ; LEGG (1980) recherche des plantes relictuelles ou des débris dans les éléments d'une mosaïque ; BARDEN (1979, 1980, 1981) et RUNKLE (1981) étudient des chablis ;

— ou analyse des «éléments d'avenir» ; HORN (1975 a, b, 1976) prédit les arbres de remplacement à partir des semis présents sous les couronnes des arbres d'un massif forestier ; cette méthode est assez vigoureusement remise en cause par MC INTOSH (1980) pour qui la présence de semis sous un arbre ne permet pas de préjuger, de façon fiable, des espèces qui occuperont l'espace après sa disparition.

Mais plus généralement, ils résultent de la comparaison de l'état de la végétation à des instants différents ; il s'agit par exemple de comparer des données récoltées par les services d'inventaire forestier à plusieurs dates (JOHNSON et SHARPE, 1976), de suivi de placettes permanentes (WILLIAMS *et al.*, 1969 ; WAGGONER et STEPHENS, 1970 ; AUSTIN, 1980 ; BELLE-FLEUR, 1981) ou de comparaison de photographies aériennes prises à des dates successives (DEBUSSCHE *et al.*, 1977). ENRIGHT et OGDEN (1979) combinent des observations synchroniques et diachroniques pour établir la matrice de transition.

Ce type de modèle a de nombreux avantages qui expliquent sa large diffusion. En particulier :

— il permet de présenter de façon synthétique nos connaissances sur les modifications passées de la végétation (Tableau 4) ;

— il ne requiert pas d'analyse approfondie des processus et des mécanismes de la succession (d'où ses limites) ;

— il est simple, facile à comprendre et à mettre en oeuvre ;

— l'utilisation des graphes associés aux matrices facilite la mise en évidence de certaines transitions particulièrement importantes de la succession (Tableau 4) ;

— il est assez souple et peut être utilisé à plusieurs niveaux de perception et à deux niveaux d'organisation ; il n'implique donc pas de choix méthodologiques nets (réductionisme vs holisme) ; mais il semble cependant mieux adapté aux conceptions de CLEMENTS qu'aux autres conceptions, puisqu'il tend vers un état stable (état absorbant ou composition spécifique en équilibre) indépendant des conditions initiales ;

— les conséquences de scénarios d'aménagement peuvent être analysées (SWARTZMAN et SINGH, 1974 ; REDETZKE et VAN DYNE, 1976 ; DEBUSSCHE *et al.*, 1977 ; FLORET *et al.*, 1978, 1981) ; dans ce contexte le modèle est plus un outil de réflexion que de prédiction ;

Il présente aussi d'importantes limitations ou contraintes :

— la première difficulté est de choisir un pas de temps Δt adéquat ; celui-ci doit être relié à l'espérance moyenne de vie d'un état (ANDERSON, 1966). S'il est trop petit, toutes les probabilités de transition, sauf celles de la diagonale $p(i, i)$ seront voisines de 0, et les erreurs d'estimation de ces probabilités prendront beaucoup d'importance sur des périodes de temps assez longues ; s'il est trop grand, des transitions entre deux observations successives pourront passer inaperçues. Ces contraintes sur Δt rendent difficile l'analyse de successions allant des stades pionniers, dont l'espérance de vie est de l'ordre de l'année, aux stades forestiers dont l'espérance de vie est de l'ordre du siècle ;

— tous les états de la végétation doivent être définis et présents dès le début des observations sur des superficies suffisantes pour que les probabilités de passage puissent être estimées. Cela peut conduire à augmenter de façon considérable la taille de la région d'étude (CULVER, 1981) avec le risque de rendre très hétérogènes les conditions de la dynamique de la végétation. La caractérisation de l'état de la végétation doit être pertinente pour prévoir l'état futur ; cela pourrait conduire à tenir compte des structures d'âge, de l'état du sol... (VAN HULST, 1980) ;

— l'espace doit être homogène quant aux probabilités de passage d'un état à un autre ; ce qui est rarement testé. AUSTIN (1980 ; voir aussi REDETZKE et VAN DYNE, 1976) propose de faire varier les probabilités de passage en fonction des conditions écologiques ; cela conduit à estimer x fois plus de coefficients (s'il y a x conditions écologiques) ; ce qui rend d'autant moins précise l'estimation de chacun des coefficients ;

— les processus de Markov sous-jacents aux matrices de transition sont généralement de 1^{er} ordre, ce qui implique que les potentialités dynamiques de la végétation soient définies par son état actuel ; il semble que cette hypothèse soit loin d'être toujours remplie (USHER, 1979) et qu'il faudrait parfois connaître l'état de la végétation aux temps $t - \Delta t$, $t - 2\Delta t$, $t - m\Delta t$ pour prédire l'état futur ; cela conduit à utiliser des chaînes de Markov d'ordre m et à estimer $n^m - 1$ coefficients au lieu de n^2 ; c'est sans doute souhaitable mais rarement réalisable ;

— les matrices de transition sont, en principe, stationnaires ; ce qui implique que les probabilités de transition soient constantes ; cette hypothèse a été rarement testée ; WAGGONER et STEPHENS (1970) la jugent acceptable par

TABLEAU 4

Matrice de transition

[M]

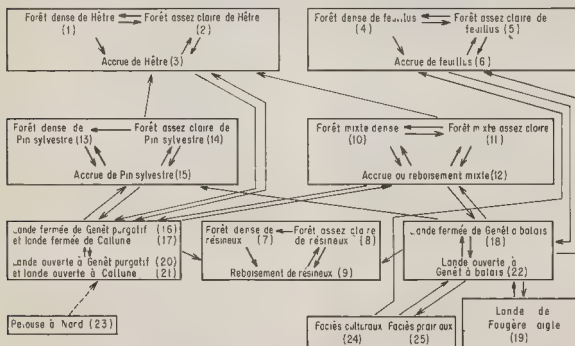
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
1	50	44	6																						
2	11	76	11																						
3		46	50																						
4		1	79	15	5																				
5			10	83	7																				
6				17	77																	6			
7						90		10																	
8						31	66	3																	
9							10	90																	
10	2		1						47	50															
11									4	88	8														
12									10	70	10														
13	2		1							66	11														
14										45	40	11	1	2							1				
15										18	45	21	2	3						2	9				
16			3			2	4	3		1	1	1	2	11	60						12				
17			2			3	3	3		1	1	1	4	13	1	61					7				
18					6	7	2	4	6		1	1			5		58				10				
19																	1	77	2		20				
20			2		2	2	3		2					3	40						46				
21							4	4						3	8	15		12			54				
22						7	11										22	4			53			3	
23																		1				99			
24										10									7			10	73		
25											10								3	1		11		75	

Vecteur^u occupation
des terres en 1972^u(V^u 1972)

1	423
2	1138
3	264
4	20
5	205
6	285
7	232
8	436
9	71
10	14
11	232
12	43
13	321
14	348
15	279
16	597
17	192
18	185
19	108
20	889
21	167
22	423
23	44
24	80
25	135

 $\Sigma = 7131 \text{ ha}$ Vecteur^u occupation
des terres en 1996^u
Première hypothèse(V^u 1996)

1	337
2	1179
3	322
4	36
5	266
6	334
7	365
8	356
9	169
10	20
11	269
12	33
13	496
14	298
15	284
16	726
17	155
18	212
19	100
20	509
21	146
22	304
23	43
24	58
25	114

 $\Sigma = 7131 \text{ ha}$ 

NB - Les nombres entre parenthèses renvoient aux numéros des lignes et des colonnes de la matrice

Matrice des probabilités de transition (exprimées en %) entre groupements végétaux de l'ouest du massif de l'Aigoual, vecteurs d'occupation des terres (mesuré pour l'année 1972 et simulé pour l'année 1996), graphe simplifié de la matrice (les numéros entre parenthèses fournissent la correspondance entre les groupements végétaux et les numéros des lignes (ou des colonnes) de la matrice (d'après DEBUSSCHE, 1978).

simple comparaison visuelle de matrices calculées à des époques différentes ; AUSTIN (1980) et BELLEFLEUR (1981) testent l'hypothèse et la rejettent. Il semble que, de façon générale, les probabilités de passage ne sont pas constantes dans le temps ; la première raison est que les perturbations (notamment météorologiques) sont plus ou moins importantes suivant les années ; cela conduit HORN (1976) à proposer des matrices de transition normales et d'autres adaptées à des années de perturbation ; il s'agit sans doute d'un palliatif insuffisant. La seconde raison tient à ce que les probabilités de transition dépendent probablement de la fréquence (ou de la superficie) et de la dispersion des états et en particulier de l'état «réceptif» (USHER, 1979). Cela conduirait à des modèles «densité-dépendant» assez proches de ceux utilisés pour étudier la dynamique des populations ; ACEVEDO (1981) a analysé le comportement complexe de ces modèles avec un petit nombre d'états.

Le modèle des matrices de transition paraît peu fiable pour prédire la succession, c'est, en revanche, un bon moyen de présentation de l'évolution passée de la végétation et il peut, dans certains cas, avoir une valeur heuristique. Les mêmes observations pourraient être faites pour le modèle à base d'équations différentielles proposé par SHUGART *et al* (1973) et critiqué par HAHN et LEARY (1974) ou celui de BLEDSOE et VAN DYNE (1971).

3. LE MODÈLE DE DYNAMIQUE DES SYSTÈMES.

Ce modèle est dû à GUTIERREZ et FEY (1975, 1980) ; à notre connaissance, il n'a été appliqué qu'à l'étude de la succession dans une prairie nord-américaine. Sur le plan de sa structure mathématique, il est dérivé des modèles de dynamique des systèmes de FORRESTER (1968, 1971). Sur le plan écologique, il est très fortement influencé par les conceptions de ODUM (1969, 1971) lequel considère que le comportement d'un écosystème est assez voisin de celui d'un système cybernétique ; cette convergence a manifestement facilité la mise en place du modèle. Il repose aussi sur des considérations et des données plus précises issues des travaux réalisés dans les prairies du nord Colorado (PATTEN, 1971).

Le modèle est stationnel et simule le comportement d'un écosystème (considéré comme un système «fermé») décrit au niveau de ses «propriétés globales» : biomasse de la végétation, biomasse des consommateurs primaires, diversité, production, teneur en éléments nutritifs, taux de matière organique... Il établit entre elles des relations d'actions et de réactions positives ou négatives. En fonction de celles-ci, il tend vers un équilibre (modifié ou remis en cause par d'éventuelles perturbations) assez analogue à ce que pourrait être le climat. Les processus pris en compte sont parfois relativement bien connus (production primaire, cycle des éléments nutritifs...) ; mais, dans bon nombre de cas, ils reposent sur des généralisations empiriques (biomasse des consommateurs primaires ; biomasse des décomposeurs...) ou même des considérations hypothétiques (diversité...).

Le modèle semble facile à mettre en œuvre ; en particulier, le fait d'utiliser les «propriétés globales» de l'écosystème le rend transposable : il s'agit simplement de le calibrer en modifiant quelques paramètres. GUTIERREZ et FEY (1980) proposent des tables de paramètres pour de nombreux groupements végétaux. Les résultats des simulations ne sont pas comparés à des observations réalisées sur le terrain, mais aux

tendances généralement «considérées comme associées» à la succession et plus précisément à la conception de ODUM (1969) dont ils sont d'ailleurs très proches ; ce qui nous semble prouver que celle-ci a une bonne cohérence interne. Il faut cependant rappeler que de nombreuses hypothèses de ODUM ont été remises en cause sur la base d'expériences ou d'observations (cf. chapitre III). Cela illustre bien certains dangers de l'utilisation des modèles qui, sous couvert d'une certaine «neutralité mathématique», reprennent sans les critiquer les hypothèses parfois simplificatrices des écologues, mais plus simples à formaliser en termes mathématiques. Le problème de la pertinence de l'utilisation de «propriétés globales» de l'écosystème pour décrire et simuler la succession mériterait d'être analysé ; leur prise en considération est parfois nécessaire, mais nous paraît loin d'être suffisante (voir DRURY et NISBET, 1973).

4. LE MODÈLE BASÉ SUR LES CARACTÉRISTIQUES BIOLOGIQUES DES PLANTES.

Ce modèle est dû à NOBLE et SLATYER (1977, 1978, 1980) ; il est orienté vers l'étude de la succession après des perturbations de différentes natures (feux, coupes) ; il est basé sur la connaissance de quelques caractéristiques du cycle biologique des espèces et sur la détermination de la durée des stades de vie.

Les caractéristiques biologiques sont :

- les modalités d'arrivée ou de subsistance d'une espèce durant ou après une perturbation ;

- la capacité de l'espèce à s'établir et à atteindre sa maturité dans la communauté ;

- le temps mis à atteindre des stades de vie considérés comme importants (stade juvénile, stade mature ; stade diaspore ; «stade d'extinction») et la longévité de ces stades.

Les deux premières caractéristiques, combinées avec les stades de vie des plantes, permettent de définir une trentaine de groupes d'espèces ; la troisième est utilisée pour tenir compte de la fréquence des perturbations. À partir de ces considérations, NOBLE et SLATYER établissent des séquences de remplacement de ces groupes d'espèces en fonction du type de perturbation. Ils testent ensuite leur modèle sur des exemples empruntés à FORCIER (1975) et KESSEL (1979) ; ils arrivent à des résultats et à une conception de la succession assez proches de ceux de ces deux auteurs ; ils ont, en fait, généralisé et systématisé un raisonnement qui est souvent celui de l'écologue de terrain.

Le modèle a ensuite été utilisé, et assez largement modifié, par CATTELLINO *et al* (1979), KESSEL (1979) et KESSEL et POTTER (1980) pour prévoir les changements de la végétation après feu. VAN DER VALK (1981) l'a adapté pour étudier la succession dans des prairies humides.

Les principales qualités de ce modèle nous semblent tenir au fait qu'il permet de prendre en compte des perturbations de différente nature et qu'il accorde de l'importance aux phases de dissémination, de dormance des graines et d'installation des espèces. Par ces deux aspects, il tranche nettement avec les modèles fonctionnels qui insistent sur la compétition pour la lumière et la physiologie de la croissance.

Les critiques sont relativement nombreuses ; elles concernent la précision du modèle qui ne prend en compte que les espèces dominantes, son aspect subjectif, l'existence de carac-

téristiques biologiques assez difficiles à déterminer pour un grand nombre d'espèces, une simplification parfois excessive, un déterminisme assez marqué, et une absence de prise en compte réelle de l'hétérogénéité spatiale et des modifications du milieu. Il n'en reste pas moins qu'il fournit un cadre théorique assez bien adapté à l'étude des successions où des perturbations récurrentes jouent un grand rôle

V - DISCUSSION

a) Les théories de la succession.

Sur un plan historique, l'évolution des conceptions de la succession a été parallèle à celle de la théorie écologique dans laquelle elle a souvent joué un rôle moteur. Il est significatif que, selon MC INTOSH (1976), la première ébauche de théorie écologique soit celle de COWLES et CLEMENTS au début du vingtième siècle et que, d'après SIMBERLOFF (1980), l'idée de superorganisme se développant en passant par des étapes définissables et prévisibles soit le premier paradigme (au sens de KUHN, 1972) en écologie. L'analogie semble avoir été empruntée à SPENCER (1874) et, par là, pourrait se rattacher aux théories prédarwiniennes de l'évolution considérée comme un processus dirigé vers un but (KUHN, 1972). EGLER (1954) remarque assez justement que les chercheurs qui ont travaillé dans le cadre de cette conception dominante jusque vers 1950 se sont surtout intéressés à la dynamique en l'absence de perturbations et aux successions, primaires, en essayant de les caractériser par leur stade final : le climax. Il s'agit de situations marginales (zone de retrait de glaciers, dunes, épanchement de lave...) et l'aboutissement final de la succession n'est, en principe, pas observable puisqu'il se situe sur une autre échelle de temps que celle de l'observateur. Après cette première période, l'intérêt des chercheurs s'est progressivement déplacé vers les champs abandonnés, les terres à pâturage, les zones perturbées qui sont des situations beaucoup plus fréquentes. De façon simultanée, une plus grande importance a été accordée à l'étude des facteurs exogènes (vents violents, incendies, glissements de terrains), et la distinction entre succession progressive et succession régressive a perdu de son intérêt comme en témoignent, par exemple, les travaux de VOGL (1977). D'après SIMBERLOFF (1980), cette évolution marque le passage d'une conception déterministe et idéaliste des phénomènes de la succession à une conception matérialiste et probabiliste.

Malgré cette évolution, les théories ou les modèles de la succession proposés actuellement sont assez loin de bien rendre compte de la diversité du réel. L'essai de CONNELL et SLATYER (1977) qui vise à une certaine exhaustivité et qui est, à notre avis, la tentative actuellement la plus réussie de formulation d'un modèle général de la succession, ne rend en fait bien compte que des situations de compétition (cf. chapitre III) ; d'autres approches mettant surtout l'accent sur les perturbations et les situations de déséquilibre paraissent aussi incomplètes. L'absence de théorie unifiée de la succession est parfois considérée comme la conséquence d'un thème trop largement défini ; les processus les plus importants de la dynamique de la végétation varient selon que l'on a affaire à des successions primaires ou secondaires et selon les caractéristiques climatiques ou édaphiques dominantes. Il pourrait être plus simple d'arriver à une théorie générale si l'on ne

considérait que les successions primaires dans des milieux peu artificialisés. La plupart des espèces ont évolué dans des environnements où l'action de l'homme était nulle et la compréhension de leurs stratégies adaptatives, de leurs caractères biologiques et de leur place dans le développement de l'écosystème pourrait être simplifiée si l'on se replaçait dans ce cadre.

Cette opinion est sans doute pertinente dans le cas d'espèces animales à déplacement rapide (mammifères ; oiseaux) qui ont pu regagner leurs anciens territoires après les glaciations et avant que l'homme ne modifie profondément leur environnement. Elle s'applique moins facilement aux espèces végétales dont le pouvoir de dissémination est plus limité. Les palynologues ont montré que certaines espèces des régions tempérées, qui paraissent actuellement très liées entre elles, ont parfois eu des histoires différentes et ne se sont trouvées que récemment réunies (PONS et VERNET, 1971 ; TRIAT-LAVAL, 1979 ; QUEZEL *et al.*, 1980 ; DAVIS, 1981) ; elles ne peuvent être que partiellement adaptées les unes aux autres et en équilibre avec leur milieu (PONS, 1983). L'étude des milieux naturels peu artificialisés nous apporte des résultats précieux concernant certains processus de la succession qui seraient difficiles à analyser ailleurs, mais ces résultats devraient être confrontés à ceux obtenus dans des systèmes écologiques plus artificialisés, mieux contrôlés et plus faciles à manipuler (voir HARPER, 1982). Dans ce contexte, les modifications du milieu dues à l'action de l'homme au cours des dernières décennies (abandon cultural, changement des modes de gestion des forêts et des pâturages, emploi d'insecticides et d'herbicides, introduction d'adventices...) donnent l'occasion aux écologues d'approfondir leur perception de l'importance relative des facteurs de la succession. Aussi, il nous paraît plus utile d'analyser de façon concrète le rôle de ces facteurs, en ayant de préférence recours à l'expérimentation, que de chercher à mettre en place une théorie synthétique

b) Dynamique de la végétation et hétérogénéité du milieu.

L'hétérogénéité du milieu et de la végétation a une importance relativement secondaire dans le cadre de la théorie de CLEMENTS et son influence semble gommée au fur et à mesure du déroulement de la succession. La situation est très différente lorsque l'on tient compte de l'existence de perturbations (en particulier, de la présence constante en milieux forestiers de chablis) et de la variabilité des capacités de dissémination et de germination des espèces. L'hétérogénéité structurale de la végétation joue alors un rôle important dans le remplacement des espèces et leur permet de se perpétuer. La chute d'un arbre crée un chablis, une ouverture, qui sera occupée par des individus appartenant en général à d'autres espèces ; leur installation sera en partie déterminée par la taille, l'époque de création du chablis, la répartition des semenciers par rapport à celui-ci et le pouvoir de dissémination et de germination de leurs diaspores (WILLIAMSON, 1975 ; J. THOMPSON, 1980 ; EHRENFELD, 1980 ; RUNKLE, 1981). A l'échelle des processus de succession, la formation des chablis par la chute des arbres est un phénomène fréquent puisqu'il peut affecter un même endroit tous les 80 à 120 ans, en moyenne, en forêt tropicale humide (HARTSHORN, 1978, 1980 ; voir aussi POORE, 1968 et BONNIS, 1980, pour la forêt tropicale et FALINSKY, 1978 a pour les forêts tempérées).

Ainsi, il est vraisemblable que les forêts tropicales et de

nombreuses forêts tempérées «climaciques» soient constituées d'une mosaïque de taches, de formes, de tailles et d'époques de mise en place différentes et, par conséquent, de compositions floristiques variées (LOUCKS, 1970 ; BLONDEL, 1976 ; RICKLEFS, 1976 ; FOX, 1977 ; GRUBB, 1977 ; CONNELL, 1978 ; PICKETT, 1980 ; DENSLOW, 1980). Les problèmes de dynamique de la végétation doivent alors être abordés dans leur contexte spatial, comme cela a été le cas depuis longtemps en dynamique des populations (HORN et MAC ARTHUR, 1972 ; LEVIN, 1976). Cette affirmation est complémentaire de celle de MARGALEF (1979) selon lequel les patrons de répartition des espèces ne peuvent pas être étudiés de façon satisfaisante dans un cadre statique.

c) Conséquences de la diversité des organismes vivants.

Un autre aspect important est lié à la variabilité des réponses des organismes vivants aux facteurs du milieu ; de nombreuses études (PLATT, 1975 ; GRIME, 1977 ; GRUBB, 1977 ; NOBLE et SLATYER, 1977 ; VAN DER VALK, 1981) mettent actuellement l'accent sur l'importance de la connaissance des caractéristiques biologiques des espèces pour la compréhension des phénomènes de succession. Cette orientation est liée à l'observation de modifications dans les stratégies des espèces le long de la succession ; celles-ci pourraient se résumer par le passage progressif d'une stratégie «r» dans les premiers stades à une stratégie «K» en milieux forestiers (ODUM, 1969 ; PIANKA, 1970 ; GADGIL et SOLBRIG, 1972 ; WILBUR *et al.*, 1974), mais elles peuvent être analysées de façon plus fine en terme de diminution de l'effort reproductif (ABRAHAMSON et GADGIL, 1973 ; SCHAFER et GADGIL, 1975 ; NEWELL et TRAMER, 1978), d'augmentation de la longévité, d'adaptation plus complexe à la pollinisation, (Tableau 5), à la dissémination... Cette orientation correspond, aussi, à un plus grand intérêt accordé aux modes de survie et de régénération des espèces, en présence de perturbations, et à des processus liés à la coexistence d'animaux et de végétaux telles la pollinisation, la dissémination et la prédation. Ces phénomènes paraissent parfois plus importants que la compétition, sur laquelle l'accent a été mis pendant longtemps, pour expliquer la coexistence d'organismes vivants. Cette tendance bénéficie du développement des recherches en biologie des populations (HARPER, 1977 ; GRIME, 1979 ; SOLBRIG *et al.*, 1979 ; BARBAULT *et al.*, 1980) et des observations accumulées sur certaines caractéristiques biologiques des espèces (GRIME *et al.*, 1981). Il devient parfois nécessaire de ne s'intéresser qu'à la place d'une espèce dans la succession pour avoir une connaissance suffisamment précise de sa biologie et pouvoir fournir des éléments d'explication sur le développement et/ou la disparition de la population correspondante (voir : RAYNAL et BAZZAZ, 1975 ; REGEHR et BAZZAZ, 1979) ; cette démarche est complémentaire de celle qui consisterait à ne s'intéresser qu'à un processus (la dissémination, par exemple) et à analyser son importance dans la succession (ACHERAR, 1981 ; DEBUSSCHE *et al.*, 1982). Dans cette perspective, la succession paraît être un phénomène très complexe ; il n'est pas étonnant alors que les tentatives de recherche de régularité ou de formalisation

Dans cette perspective, la succession paraît être un phénomène très complexe ; il n'est pas étonnant alors que les tentatives de recherche de régularité ou de formalisation mathématique n'aient pas donné de résultats très satisfaisants (SCHAFER et LEIGH, 1976 ; MC INTOSH, 1980). La comparaison de l'évolution de la diversité de l'avifaune et de celle de la végétation le long des successions en est un bon exemple. Si,

pour la première, la diversité augmente plus ou moins régulièrement (JOHNSTON et ODUM, 1956 ; KARR et ROTH, 1971 ; BLONDEL *et al.*, 1973), pour la seconde les résultats sont assez variés puisque la diversité augmente, fluctue, ou diminue selon les écosystèmes et même, à l'intérieur d'un écosystème, suivant les strates considérées (REINERS *et al.*, 1971 ; AUCLAIR et GOFF, 1971 ; WHITTAKER, 1972, 1975 ; NICHOLSON et MONK, 1974 ; BAZZAZ, 1975 ; ESCARRE, 1979). MAC ARTHUR et WILSON (1967), MAY et MAC ARTHUR (1972), MAC ARTHUR (1972) expliquent la diversité élevée dans les stades mûrs (près de l'équilibre) de la succession comme le résultat de la compression des niches réalisées des espèces. Cette compression est rendue possible par l'hétérogénéité du milieu et par des différences entre espèces dans leur manière d'exploiter les ressources. Celles-ci s'expliqueraient par des divergences évolutives, entraînant une spécialisation des espèces. Cette théorie s'est en principe révélée satisfaisante pour les animaux (MAC ARTHUR, 1958 ; CODY et DIAMOND, 1975) ; elle a été utilisée par MEL-LINGER et MC NAUGHTON pour justifier l'augmentation de la diversité des végétaux dans les premiers stades de la succession. DOBZANSKY (1950) l'avait proposée pour expliquer la diversité de la forêt tropicale. Les insuffisances de cette théorie pour les organismes dépourvus de mouvements comme les coraux et les végétaux ont été mises en évidence à plusieurs reprises en écologie marine (PAINE, 1966 ; DAYTON, 1971 ; CONNELL, 1975 ; OSMAN et WHITLATCH, 1978) et en écologie terrestre (CONNELL, 1975, 1978 ; CONNELL et SLATYER, 1977 ; HUSTON, 1979). En particulier, il semblerait que la forêt tropicale se soit toujours maintenue loin de l'équilibre (CONNELL, 1978) ; et ce serait la dynamique structurale, évoquée plus haut, associée aux conditions du milieu tropical très favorables à la survie des êtres vivants (CONNELL et ORIAS, 1964 ; PIANKA, 1966 ; MAC ARTHUR, 1972 ; PIELOU, 1975 ; BLONDEL, 1979) qui permettrait d'expliquer la forte diversité végétale des tropiques (CONNELL, 1978).

TABLEAU 5

SYSTÈME DE POLLINISATION	6 mois	1 an	2 ans	3 ans	
Vent	38	22	8	6	
Hyménoptères	petits	34	40	40	38
	moyens	7	18	23	19
	grands	0	0	3	3
Papillons ou mouches	petits	21	11	10	9
	grands	0	4	5	3
Oiseaux-mouches	0	4	10	10	
Chauves-souris	0	0	0	3	

Fréquence relative des différents systèmes de pollinisation des espèces se reproduisant dans les premiers stades d'une succession secondaire en forêt tropicale humide (d'après OPLER *et al.*, 1980 copyright Biotropica).

d) Utilisation des modèles de successions.

Le principal mérite des modèles est de faire ressortir avec clarté quelques-unes des difficultés de l'étude des successions. La première est l'absence fréquente de possibilités de tester une conception ou de valider un modèle. La relative lenteur des changements de la végétation, l'existence de fluctuations ou de perturbations aléatoires rendent nécessaires des simulations sur de longues durées pour obtenir des modifications significatives de la composition spécifique de la végétation. Pour valider le modèle, il faudrait pouvoir réaliser des observations pendant quelques dizaines d'années; cela est rarement envisageable et des palliatifs doivent être trouvés; des ensembles de placettes permanentes ou d'anciennes cartes de l'occupation des terres (ou, à la limite, de l'utilisation du sol) peuvent fournir des éléments de validation pour les matrices de transition. Pour les autres modèles, il est possible de comparer les résultats de la simulation aux modèles verbaux de chercheurs expérimentés qui servent alors de référence. Le risque de raisonnement circulaire est évident: par exemple, le travail de FORCIER (1975) est utilisé par NOBLE et SLATYER (1980) pour valider les résultats de leurs simulations; ce travail, qu'ils connaissaient vraisemblablement avant de mettre en place leur modèle, a pu servir à la fois dans les phases de conception, de «calibrage» et de validation.

Dans ces conditions, le modèle ne permet pas de tester réellement nos connaissances et de progresser dans la compréhension des processus de la succession; il ne fournit que des illustrations ou des métaphores sophistiquées. Cette situation devrait inciter à analyser des phases de la succession où les changements sont rapides (phases d'abandon cultural ou phases suivant une perturbation) et où une expérimentation est possible; la confrontation des théories et des faits serait alors beaucoup plus directe et donc plus fructueuse. La deuxième difficulté provient de la grande variété des conceptions de la succession et de l'absence d'une théorie réellement satisfaisante. Derrière «l'apparente neutralité des modèles mathématiques», on retrouve, d'une façon claire et presque caricaturale, les grands courants de pensée, plus ou moins antagonistes, qui traversent ou ont traversé l'écologie; description vs étude de mécanismes; analyse au niveau des caractéristiques écologiques des espèces vs analyse au niveau de la communauté dans son ensemble... Les modèles couvrent donc une très large gamme des conceptions de la succession en adoptant souvent les points de vue les moins nuancés parce qu'ils sont probablement les plus faciles à formaliser. Leur utilisation ne nous semble pas, contrairement à ce que pense KESSEL (1981), permettre de résoudre ces alternatives, et une synthèse entre les différentes approches paraît problématique.

e) Aspects méthodologiques.

Le développement scientifique est souvent accompagné d'un débat d'idées fréquemment exprimé en termes de dichotomie ou d'opposition sur l'explication des phénomènes naturels et le choix de méthodologies appropriées pour leur étude (LEVIN et LEWONTIN, 1980). Cette situation est illustrée en écologie par l'opposition entre la conception holiste de la succession, historiquement représentée par CLEMENTS, et l'hypothèse individualiste qui pourrait trouver sa source dans les travaux de GLEASON. Cette polémique se poursuit actuellement et occupe largement le champ de l'écologie (HARPER, 1980; SAARINEN, 1980; ENGELBERG et BOYARSKY, 1979; PATTEN et ODUM, 1981). Pour certains écologistes, l'écosystème est une entité située à un niveau

intermédiaire entre la population et la région biogéographique; son étude doit être abordée de façon globale. Il a des propriétés caractéristiques, une dynamique propre qui ne peuvent être déduites entièrement des propriétés et de la dynamique des populations qui le constituent. Ces arguments sont contestés par les partisans d'une conception réductionniste (pour un développement de ce concept voir OPPENHEIM et PUTMAN, 1980). Selon ces derniers, les processus écologiques doivent être étudiés au niveau des individus, puisque c'est à ce niveau qu'agit la sélection naturelle. Ainsi, d'après HARPER (1980), toute interprétation au niveau de la communauté doit être inévitablement secondaire et ne permet qu'une compréhension superficielle. Ces deux conceptions sont, selon BECHT (1974), une conséquence de la spécialisation de la recherche en biologie (voir aussi GOODFIELD, 1972, pour un résumé d'autres opinions); cette analyse rejoint celle de GUINOCHE (1955) quand il affirme que c'est l'échelle d'observation qui crée le phénomène. Pour LEVINS et LEWONTIN (1980), les deux positions résultent d'une attitude commune: considérer les «vraies causes» comme étant produites à un seul niveau, les autres niveaux ayant seulement une valeur épistémologique, mais non ontologique.

Lorsque l'on revient au sujet de cet article, la dynamique de la végétation et la façon de l'appréhender, le débat perd une partie de sa virulence. Dans les successions, des changements des populations d'espèces se produisent, mais des modifications des propriétés physiques ou chimiques du sol sont aussi décelables (BILLINGS, 1938; CROCKER et MAJOR, 1955; MELLINGER et MC NAUGHTON, 1975; GORHAM *et al.*, 1979; ESCARRE, 1979; BAZZAZ, 1979; REINERS, 1980; BAZZAZ et PICKETT, 1980; ROBERTSON et VITOUSEK, 1981). Ces modifications sont le produit des actions individuelles des espèces sur le milieu et de sa «réaction»; elles sont attribuées, par convention, à l'ensemble de l'écosystème parce qu'il est rarement possible d'isoler l'influence de chacune des espèces. La description de l'ensemble de ces changements est nécessaire pour aborder l'analyse plus fine des mécanismes de la succession. Il faut alors se placer au niveau de la population, étudier l'auto-écologie des espèces pour rechercher les raisons de leur apparition ou de leur disparition le long d'un gradient temporel (exigences germinatives, seuil de tolérance à la lumière, prédation...). Les deux approches paraissent très complémentaires et, en simplifiant un peu, il est possible d'écrire que les observations faites au niveau de la communauté permettent souvent d'émettre des hypothèses qui, pour certaines d'entre elles, devront être étudiées au niveau de la population; celles réalisées au niveau des populations fournissent des résultats ou des modèles qui peuvent aider à comprendre le processus de succession dans son ensemble. Il nous semble donc qu'il faut éviter un certain dogmatisme méthodologique, et que «les conditions extérieures qui sont posées [à l'écologie] par les faits de l'expérience, ne lui permettent pas de se laisser trop restreindre dans son univers conceptuel par l'adhésion à un système épistémologique. Par conséquent, il doit apparaître à l'épistémologue comme une sorte d'opportuniste sans scrupule» (EINSTEIN *in* FEYERABEND, 1975).

La nature des questions posées et les caractéristiques des milieux étudiés ont souvent des fortes implications méthodologiques. Si l'on cherche à reconstituer la dynamique de la végétation à un endroit donné, et si les perturbations sont peu importantes, l'approche diachronique avec un pas de temps variant de un à dix ans suivant les stades étudiés ou même

l'approche synchronique peuvent convenir. Il faut toutefois remarquer que, dans ce dernier cas, il est nécessaire d'étudier de façon très critique l'hétérogénéité du milieu et d'avoir une bonne connaissance des modifications de l'action de l'homme et des conditions écologiques, pour arriver à des conclusions fiables. Si les perturbations et surtout les micro-perturbations (prédation, ruissellement, sécheresse) sont importantes, et en particulier lorsqu'on veut étudier leur impact sur la production de graines, la réussite de la germination et le taux de survie des plantules, il devient impératif de mettre en place un protocole d'observations se répétant avec un pas de temps très court de façon à suivre l'enchaînement des contraintes exercées sur la végétation et des réponses de celle-ci.

A titre d'illustration, dans un suivi annuel des changements de la végétation de placettes permanentes (pendant 40 ans), les relevés mensuels réalisés pendant dix ans mettent surtout en évidence, selon WATT (1981), la nécessité de relevés plus fréquents et répartis en fonction des vitesses de changement de la végétation. Des études plus fines de la production des graminées ou du devenir des plantules ne sont pas toujours compatibles avec la prise en compte de l'ensemble des espèces et il est parfois nécessaire de focaliser l'étude sur une population d'une espèce donnée.

CONCLUSION

Bien que de nombreuses études de la succession aient été réalisées, nos connaissances ne sont pas toujours très fiables et comportent de sérieuses lacunes. Ainsi, les critères utilisés pour reconstituer des séries dynamiques sont en général très intuitifs et ne se fondent souvent que sur l'analyse de la physiognomie de la végétation. Même des études plus approfondies reposent sur une large part d'interprétation et leurs conclusions sont parfois remises en cause comme cela a été le cas pour les hydrosères ou, plus récemment, pour la succession cyclique dans les landes à callune.

Dans ces conditions, il semble nécessaire de conduire des études descriptives détaillées (synchroniques ou diachroniques); elles devraient aider à démêler ce qui est du ressort de l'observation de ce qui est du ressort de l'imagination, permettre de tester les affirmations concernant les caractéristiques ou les tendances générales de la succession, et amener à poser de nouveaux problèmes et de nouvelles questions sur les facteurs de la dynamique de la végétation. Elles sont aussi porteuses de «réponses» qu'aucune formulation théorique des problèmes à étudier n'est en mesure de prévoir dans l'état actuel de nos connaissances; de ce fait, elles permettent d'affiner les hypothèses de travail pour une recherche plus focalisée, à caractère expérimental, qui devrait nécessairement les prolonger. Cette expérimentation sur les successions doit être réalisée sur le terrain, dans des conditions contrôlées, en se plaçant aussi bien au niveau des systèmes écologiques complexes que des populations; elle peut conduire à une meilleure compréhension des mécanismes de la succession; l'intérêt de la mise en oeuvre d'une approche «fine» dépend assez largement de ce que sa problématique reste cohérente avec une compréhension globale de la succession.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ABDUL-WAHAB (A.S.) et RICE (E.L.), 1967. — Plant inhibition by Johnson grass and its possible significance in old-field succession. *Bull. Torrey Bot. Club.*, **94**, 486-497.
- ABRAHAMSON (W.G.), 1979. — Patterns of resource allocation in wildflower populations of fields and woods. *Amer. J. Bot.*, **66**, 1, 71-79.
- ABRAHAMSON (W.G.) et GADGIL (M.D.), 1973. — Growth form and reproductive effort in goldenrods (*Solidago*, Compositae). *Am. Nat.*, **107**, 651-661.
- ACEVEDO (M.F.), 1981. — On Horn's markovian model of forest dynamics with particular reference to tropical forests. *Theor. Pop. Biol.*, **19**, 230-250.
- ACHERAR (M.), 1978. — Essai de reconstitution de successions de la vigne à la pinède de Pin d'Alep (*Pinus halepensis* Mill.) sur un versant à Bel-Air (commune de Montarnaud, Hérault). *D.E.A. Ecologie, U.S.T.L. Montpellier*, 33 p.
- ACHERAR (M.), 1981. — La colonisation des friches par *Pinus halepensis* Mill.; exemples des Garrigues du Montpelliérain (France). *Thèse de 3ème cycle, U.S.T.L. Montpellier*.
- AHLGREN (I.F.) et AHLGREN (C.E.), 1960. — Ecological effects of forest fires. *Bot. Rev.*, **46**, 304-310.
- ALBERTSON (F.W.), TOMANEK (G.W.) et RIEGEL (A.), 1957. — Vegetation changes during a 30-year period in grassland communities near Hays, Kansas. *Ecology*, **46**, 714-720.
- ALBERTSON (F.W.) et WEAVER (J.E.), 1944. — Effects of drought, dust, and intensity of grazing on cover and yield of short grass pastures. *Ecol. Monog.*, **14**, 1-29.
- ALEXANDRE (D.Y.), 1978. — Le rôle disséminateur des éléphants en forêt de Taï, Côte d'Ivoire. *La Terre et la Vie*, **32**, 47-72.
- ALLEN (E.B.) et FORMAN (R.T.T.), 1976. — Plant species removals and old field community structure and stability. *Ecology*, **57**, 1233-1243.
- ALLIER (C.) et LACOSTE (A.), 1981. — Processus dynamiques de reconstitution dans la série du *Quercus ilex* en Corse. *Vegetatio*, **46**, 83-91.
- ALLORGE (P.), 1922. — Les associations végétales du Vexin français. *Rev. Gén. Bot.*, **33** et **34**, 324 p.
- ALLORGE (P.) et DENIS (M.), 1927. — Notes sur les complexes végétaux des lacs-tourbières de l'Aubrac (Massif central). *Arch. de Bot.*, **1**, 2, 17-36.
- ANDEL (J. VAN) et VERA (F.), 1977. — Reproductive allocation in *Senecio sylvaticus* and *Chamaenerion angustifolium* in relation to mineral nutrition. *J. Ecol.*, **65**, 747-758.
- ANDERSON (M.C.), 1966. — Ecological grouping of plants. *Nature*, **212**, 54-56.
- ATKINSON (I.A.E.), 1970. — Successional trends in the coastal and lowland forest of Mauna Loa and Kilauea Volcanoes, Hawaii. *Pacific Science*, **24**, 387-400.
- AUBREVILLE (A.), 1938. — La forêt coloniale : les forêts de l'Afrique occidentale française. *Ann. Acad. Sci. Colon.*, **9**, 1-245.
- AUCLAIR (A.N.) et GOFF (F.G.), 1971. — Diversity relations of upland forests in the western Great Lakes area. *Am. Nat.*, **105**, 499-528.

- AUSTIN (M.P.). 1980. — Exploratory analysis of grassland dynamics, an example of a lawn succession. *Vegetatio*, **43**, 87-94.
- AUSTIN (M.P.) et BELBIN (L.). 1981. — An analysis of succession along an environmental gradient using data from a lawn. *Vegetatio*, **46**, 19-30.
- BAKELAAR (R.G.) et ODUM (E.P.). 1978. — Community and population level responses to fertilization in an old-field ecosystem. *Ecology*, **59**, 660-665.
- BAKKER (J.P.), DEKKER (M.) et DE VRIES (Y.). 1981. — The effect of different management practices on a grassland community and the resulting fate of seedling. *Acta Bot. Neerl.*, **29**, 469-482.
- BARBAULT (R.). 1981. — *Écologie des populations et des peuplements. Des théories aux faits*. Masson, 200 p.
- BARBAULT (R.), BLANDIN (P.) et MEYER (J.A.) (éds.). 1980. — *Recherches d'écologie théorique, les stratégies adaptatives*. Maloine S.A., Paris.
- BARCLAY-ESTRUP (P.). 1970. — The description and interpretation of cyclical processes in a heath community, II. Changes in biomass and shoot production during the *Calluna* cycle. *J. Ecol.*, **58**, 243-249.
- BARCLAY-ESTRUP (P.). 1971. — The description and interpretation of cyclical processes in a heath community, III. Microclimate in relation to the *Calluna* cycle. *J. Ecol.*, **59**, 153-166.
- BARCLAY-ESTRUP (P.) et GIMMINGHAM (C.H.). 1969. — The description and interpretation of cyclical processes in a heath community, I. Vegetational changes in relation to the *Calluna* cycle. *J. Ecol.*, **57**, 731-758.
- BARD (G.E.). 1952. — Secondary succession on the Piedmont of New Jersey. *Ecol. Monogr.*, **22**, 195-215.
- BARDEN (L.S.). 1979. — Tree replacement in small canopy gaps of a *Tsuga canadensis* forest in the southern Appalachians Tennessee. *Oecologia*, **44**, 141-142.
- BARDEN (L.S.). 1980. — Tree replacement in a cove hardwood forest of the southern Appalachians. *Oikos*, **35**, 16-19.
- BARDEN (L.S.). 1981. — Forest development in canopy gaps of a diverse hardwood forest of the southern Appalachian Mountains. *Oikos*, **37**, 205-209.
- BARRY (J.P.). 1960. — Contribution à l'étude de la végétation de la région de Nîmes. *Année Biol.*, 3ème série, **36**, 311-540.
- BAZZAZ (F.). 1968. — Succession on abandoned fields in the Shawnee Hills southern Illinois. *Ecology*, **49**, 924-936.
- BAZZAZ (F.). 1975. — Plant species diversity in old field successional systems in southern Illinois. *Ecology*, **56**, 485-488.
- BAZZAZ (F.). 1979. — The physiological ecology of plant succession. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **10**, 351-371.
- BAZZAZ (F.) et CARLSON (R.W.). 1979. — Photosynthetic contribution of flowers and seeds to reproductive effort of an annual colonizer. *New Phytol.*, **82**, 223-232.
- BAZZAZ (F.) et CARLSON (R.W.). 1982. — Photosynthetic acclimation to variability in the light environment of early and late successional plants. *Oecologia*, **54**, 313-316.
- BAZZAZ (F.) et PICKETT (S.T.A.). 1980. — Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **11**, 287-310.
- BEARD (J.S.). 1945. — The progress of plant succession on the Soufrière of St. Vincent. *J. Ecol.*, **33**, 1-9.
- BEARD (J.S.). 1976. — The progress of plant succession in the Soufrière of St. Vincent: observations in 1972. *Vegetatio*, **31**, 69-77.
- BEATTIE (A.J.) et CULVER (D.C.). 1981. — The guild of myrmecochores in the herbaceous flora of West Virginia forests. *Ecology*, **62**, 107-115.
- BECHT (G.). 1974. — Systems theory, the key to holism and reductionism. *Bioscience*, **24**, 569-579.
- BECKER (J.) et GUYOT (L.). 1951. — Sur la présence d'excréments racinaires toxiques dans le sol de la pelouse herbue à *Brachypodium pinnatum* (faciès du Xero-Brometum erecti) au nord de la France. *Bull. Hist. Nat. Toulouse*, **86**, 7-17.
- BELLEFLEUR (P.). 1981. — Markov models of forest-type secondary succession in coastal British Columbia. *Can. J. For. Res.*, **11**, 1, 18-29.
- BERG (R.Y.). 1975. — Myrmecochorous plants in Australia and their dispersal by ants. *Aust. J. Bot.*, **23**, 475-508.
- BERTRAND (J.P.). 1977. — Étude synchronique d'une succession dans une séquence à *Pinus halepensis* Mill. sur marnes à Guzargues (Hérault). *D.E.A. écologie, U.S.T.L. Montpellier*, 42 p.
- BEWS (J.W.). 1917. — The plant succession in the Thornsfield. *S. Afr. J. Sci.*, **14**, 150-160.
- BILLINGS (W.D.). 1938. — The structure and development of old field short-leaf pine stands and certain associated physical properties of the soil. *Ecol. Monogr.*, **8**, 437-499.
- BISWELL (H.H.). 1974. — Effects of fire on chaparral. In: T.T. KOZLOWSKI et C.E. AHLGREN (eds), *Fire and ecosystems*. Academic Press, New-York, 542 p.
- BLEDSE (L.J.) et VAN DYNE (G.M.). 1971. — A compartment model simulation of secondary succession. In: B.C. PATTEN (ed.), *Systems Analysis and simulation in ecology*. Vol. 1, Academic Press, 480-511.
- BLONDEL (J.). 1976. — Stratégies démographiques et successions écologiques. *Bull. Soc. Zool. France*, **101**, 695-718.
- BLONDEL (J.). 1979. — *Biogéographie et écologie*. Masson, 173 p.
- BLONDEL (J.), FERRY (C.) et FROCHOT (B.). 1973. — Avifaune et végétation, essai d'analyse de la diversité. *Alauda*, **41**, 63-84.
- BOERNER (R.E.J.). 1981. — Forest structure dynamics following wildfire and prescribed burning in the New Jersey Pine Barrens. *Am. Midl. Nat.*, **105**, 2, 321-333.
- BONNIS (G.). 1980. — Étude des chablis en forêt dense humide sempervirente naturelle de Tai (Côte d'Ivoire). O.R.S.T.O.M. Adopodoumé, 29 p. + annexes.
- BORMANN (F.H.) et LIKENS (G.E.). 1979. — *Pattern and process in a forested ecosystem*. Springer Verlag, 253 p.
- BORNKAMM (R.). 1975. — Zwanzig Jahre Vegetationsentwicklung in einem mittel-europäischen Halbtrockenrasen. In: W. SCHMIDT (éd.), *Sukzessionsforschung*. Berichte der Internationalen Symposien des Internationalen Vereinigung für Vegetationskunde. Rentein. J. Cramer, 535-537.
- BOSCH (C.A.). 1971. — Redwoods: a population model. *Science*, **162**, 345-349.
- BOTKIN (D.B.). 1981. — Causality and succession. In: D.C. WEST, H.H. SHUGART, et D.B. BOTKIN (eds), *Forest succession. Concepts and application*. Springer Verlag, New York, 36-55.

- BOTKIN (D.B.), JANAK (J.F.) et WALLIS (J.R.), 1972. — Some ecological consequences of a computer model of forest growth. *J. Ecol.*, **60**, 849-872.
- BOTKIN (D.B.) et MILLER (R.S.), 1974. — Complex ecosystems models and predictions. *Am. Sci.*, **62**, 448-453.
- BOTTCHNER (H.), 1974. — Bibliographie zum problem des Sukzessionsforschung mit Hilfe von Dauerquadraten und der Vegetationskartierung. *Excerpta bot., B. Sociol.*, **14**, 35-36.
- BOUCHER (D.H.), 1981. — Seed predation by mammals and forest dominance by *Quercus oleoides*, a tropical lowland oak. *Oecologia*, **49**, 409-414.
- BOURNERIAS (M.), 1959. — Le peuplement végétal des espaces nus. *Mem. Bull. Soc. Bot. Fr.*, 300 p.
- BRADSHAW (A.D.) et CHADWICK (M.J.), 1980. — *The restoration of land. The ecology and reclamation of derelict and degraded land*. Blackwell Scient. Publications, 317 p.
- BRADSHAW (A.D.), HUMPHRIES (R.N.), JOHNSON (M.S.) et ROBERTS (R.D.), 1975. — The restoration of vegetation on derelict land produced by industrial activity. In : M.W. HOLDGATE & M.J. WOODMAN (eds), *The breakdown and restoration of ecosystems*. Plenum Press, 249-278.
- BRATTON (S.P.), 1976. — Ressource division in an understory herb community : Responses to temporal and microtopographic gradients. *Am. Nat.*, **110**, 679-693.
- BRAUN (J.), 1915. — Les Cévennes méridionales. Étude sur la végétation méditerranéenne. I. *Arch. Sci. Phys. et Nat. Genève*, **4**, 39-40.
- BRAUN-BLANQUET (J.), 1936. — La forêt d'Yeuve languedocienne. *Mém. Soc. Étud. Sci. Nat. Nîmes*, **5**, 147 p.
- BRAUN-BLANQUET (J.), 1964. — *Pflanzensoziologie. Grundzüge der vegetationskunde*. 3ème édition. Springer, Wien, New York, 865 p.
- BRAUN-BLANQUET (J.) et DENIS (M.), 1926. — L'évolution de la végétation au lac des Esclauzes (Monts-Dore). *Arvernia*, **XLJ**, 53-56.
- BRAUN-BLANQUET (J.) et JENNY (H.), 1926. — Vegetationsentwicklung und bodenbildung in der alpinen Stufe der Zentralalpen (Klimaxbiet des Caricion curvulae). *Denkschr. Schweiz. Naturf. Ges.*, **63**, 181-349.
- BRAUN-BLANQUET (J.), FALLMANN (H.) et BACH (R.), 1954. — Pflanzensoziologische und bodenkundliche Untersuchungen im Schweizerischen Nationalpark und seinen Nachbargebieten. II. Vegetation und Boden der Wald und Zwergstrauchgesellschaften (*Vaccinio-Prætea*). *Ergebn. Wiss. Untersuch. Schweiz. Nationalpark*, **4**(28), 1-200.
- BRAUN-BLANQUET (J.), WIKUS (E.), SUTTER (R.) et BRAUN-BLANQUET (G.), 1958. — Lagenveränderung und vegetationsentwicklung auf der französischen Mittelmeerküste bei Palavas, ein sukzessionsexperiment. *Veroff. Geobot. Inst. Rübel*, **33**, 9-22.
- BRAY (J.R.), 1956. — Gap phase replacement in a maple basswood forest. *Ecology*, **37**, 598-600.
- BRENCHLEY (W.E.), 1935. — The influence of season and the application of lime on the botanical composition of grassland herbage. *Ann. Appl. Biol.*, **22**, 183-207.
- BREWER (R.) et MERRITT (P.G.), 1978. — Windthrow and tree replacement in a climax beech maple forest. *Oikos*, **30**, 149-152.
- BROWN (J.H.) et DAVIDSON (D.W.), 1977. — Competition between seed-eating rodents and ants in desert ecosystems. *Science*, **196**, 880-882.
- BROWN (J.H.), DAVIDSON (D.W.) et REICHMAN (O.J.), 1979 a. — An experimental study of competition between seed eating desert rodents and ants. *Am. Zool.*, **19**, 1129-1143.
- BROWN (J.H.), REICHMAN (O.J.) et DAVIDSON (D.W.), 1979 b. — Granivory in desert ecosystems. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **10**, 201-227.
- BUCKLEY (R.C.) (éd.), 1982. — *Ant-plant interactions in Australia*. Dr. W. Junk, The Hague.
- CAIN (S.A.), 1947. — Characteristics of natural areas and factors in their development. *Ecol. Monogr.*, **17**, 185-200.
- CAMARASA (J.M.), FOLCH (R.) et MASALLES (R.M.), 1977. — Patrimonio natural y crecimiento urbano en la comarca de Barcelona. *Opuscula Sparsa*, N° 14, 55 p. Dpto. Botánica Univ. Barcelona.
- CARLE (P.), 1973. — Le dépérissement du Pin mésogéen en Provence. Rôle des insectes dans les modifications d'équilibre biologique des forêts envahies par *Matsucoccus feytaudi* DUC (Coccidoidea, Margarodidae). *These Univ. Bordeaux*, 174 p.
- CARLQUIST (S.), 1974. — *Island biology*. Columbia Univ. Press, New York.
- CARTAN (M.), 1973. — Essai critique sur l'analyse quantitative des indicateurs cartographiques. Application de la méthode des profils corrigés et du calcul de l'information mutuelle espèce-facteur à l'étude des relations végétation-milieu en Sologne. *Thèse de 3ème cycle U.S.T.L. Montpellier*, 167 p.
- CASWELL (H.), 1978. — Predator mediated coexistence : a nonequilibrium model. *Am. Nat.*, **112**, 127-154.
- CATES (R.G.) et ORIANI (G.H.), 1975. — Successional status and the palatability of plants to generalized herbivores. *Ecology*, **56**, 410-418.
- CATTELLINO (P.J.), NOBLE (I.R.), SLATYER (R.O.) et KESSEL (S.R.), 1979. — Predicting the multiple pathways of plant succession. *Environ. Manag.*, **3**, 41-50.
- CHARLES-DOMINIQUE (P.), ATRAMENTOWICZ (M.), CHARLES-DOMINIQUE (M.), GERARD (H.), HLADIK (A.), HLADIK (C.M.) et PREVOST (M.F.), 1981. — Les mammifères frugivores arboricoles nocturnes d'une forêt guyanaise : inter-relations plantes-animaux. *La Terre et la Vie*, **35**, 341-435.
- CHASSAGNE (M.) et DENIS (M.), 1927. — Principales séries dynamiques observées dans la végétation turbo-lacustre des Monts Dore. *Bull. Soc. Hist. Nat. d'Auvergne*, **12**, 24-33.
- CHETTLEBURGH (M.R.), 1952. — Observations on the collection and burial of acorns by jays in Hainault forest. *British Birds*, **45** : 359-364.
- CHRISTENSEN (N.L.), 1973. — Fire and the nitrogen cycle in *Adenostoma* chaparral. *Science*, **181**, 66-68.
- CHRISTENSEN (N.L.) et MULLER (C.H.), 1975. — Effect of fire on factors controlling plant growth in *Adenostoma* chaparral. *Ecol. Monogr.*, **45**, 29-55.
- CHRISTENSEN (N.L.) et PEET (R.K.), 1981. — Secondary forest succession on the North Carolina Piedmont. In : D.C. WEST, H.H. SHUGART et D.B. BOTKIN (eds), *Forest succession Concepts and application*. Springer-Verlag, New-York, 230-245.
- CLAYTON (J.L.), 1976. — Nutrient gains to adjacent ecosystems during a forest fire : an evaluation. *Forest Sci.*, **22**, 162-166.
- CLEMENT (B.), FORGEARD (F.) et TOUFFET (J.), 1980. — Importance de la végétation muscinale dans les premiers stades de la recolonisation des landes après incendie. *Bull. Ecol.*, **11**, 3, 359-364.

- CLEMENT (B.) et TOUFFET (J.), 1981. — Vegetation dynamics in Brittany heathlands after fire. *Vegetatio*, **46**, 157-166
- CLEMENTS (F.E.), 1905. — *Research methods in ecology*. Lincoln Univ. 334 p
- CLEMENTS (F.E.), 1916. — Plant succession : an analysis of the development of vegetation *Carnegie Inst. Washington. Publ.* **242**, 1-512
- CLEMENTS (F.E.), 1928. — *Plant succession and Indicators. A definitive edition of Plant Succession and Plant Indicators*. Hafner Pub Co. Ltd. 453 p.
- CLEMENTS (F.E.), 1936. — Nature and structure of the climax. *J. Ecol.*, **24**, 252-284
- CODY (M. L.) et DIAMOND (J.M.), 1975. — *Ecology and evolution of communities*. Belknap Press of Harvard Univ. Press, 545 p
- COLINVAUX (P.A.), 1973. — *Introduction to ecology*. Wiley, New-York, 621 p.
- CONNELL (J.H.), 1975. — Some mechanisms producing structure in natural communities : a model and evidence from field experiments. In : M.L. CODY & J.M. DIAMOND (éds.), *Ecology and evolution of communities*. Belknap Press of Harvard Univ. Press, 460-490
- CONNELL (J.H.), 1978. — Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, **199**, 1302-1310.
- CONNELL (J.H.) et ORIAS (E.), 1964. — The ecological regulation of species diversity. *Am. Nat.*, **98**, 399-414
- CONNELL (J.H.) et SLATYER (R.O.), 1977. — Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *Am. Nat.*, **111**, 1119-1144
- CONRAD (C.E.) et DECHEL (W.C.), 1982. — *Proceedings of the symposium on dynamics and management of mediterranean-type ecosystems*. U.S.D.A. Forest Service. Gen. Tech. Rep. PSW-58
- COOPER (W.S.), 1913. — The climax forest of Isle Royale, Lake Superior, and its development. *Bot. Gaz.*, **55**, 1-44, 115-140, 189-235
- COOPER (W.S.), 1923. — The recent ecological history of Glacier Bay, Alaska. *Ecology*, **4**, 93-128, 223-246, 355-365
- COOPER (W.S.), 1931. — A third expedition to Glacier Bay, Alaska. *Ecology*, **12**, 61-95.
- COOPER (W.S.), 1939. — A fourth expedition to Glacier Bay, Alaska. *Ecology*, **20**, 130-155
- COSTELLO (D.F.), 1944. — Natural revegetation of abandoned plowed land in the mixed prairie association of Northeastern Colorado. *Ecology*, **25**, 312-326.
- COWLES (H.C.), 1899. — The ecological relations of the vegetation on the sand dunes of Lake Michigan. *Bot. Gaz.*, **27**, 95-117, 167-202, 281-308, 361-391
- COWLES (H.C.), 1901. — The physiographic ecology of Chicago and vicinity : a study of the origin, development, and classification of plant societies. *Bot. Gaz.*, **31**, 73-108, 144-182
- COWLES (H.C.), 1911. — The causes of vegetation cycle. *Bot. Gaz.*, **51**, 161-183.
- CRAFTON (W.M.) et WELLS (B.W.), 1934. — The old field prairie : an ecological study. *J. Elisha Mitchell Sci. Soc.*, **50**, 225-246.
- CROCKER (R.L.) et DICKSON (B.A.), 1957. — Soil development of the recessional moraines of the Herbert and Mendenhall glaciers, southeastern Alaska. *J. Ecol.*, **45**, 169-185
- CROCKER (R.L.) et MAJOR (J.), 1955. — Soil development in relation to vegetation and surface age at Glacier Bay, Alaska. *J. Ecol.*, **43**, 427-448.
- CROCO (C.), 1978. — Écologie du Casse-noix (*Nucifraga caryocatactes* L.) dans les Alpes françaises du sud. Ses relations avec l'Arollé (*Pinus cembra* L.). Thèse de 3ème cycle. Univ. Droit Econ Sci. Aix-Marseille, 189 p
- CULVER (D.C.), 1981. — On using Horn's markov succession model. *Am. Nat.*, **117**, 572-574
- CULVER (D.C.) et BEATTIE (A.J.), 1978. — Myrmecochory in *Viola* : dynamics of seed-ant interactions in some west Virginia species. *J. Ecol.*, **66**, 53-72.
- DANCER (W.S.), HANDLEY (J.F.) et BRADSHAW (A.D.), 1977 a. — Nitrogen accumulation in kaolin mining wastes in Cornwall I. Natural communities. *Plant & Soil*, **48**, 153-167
- DANCER (W.S.), HANDLEY (J.F.) et BRADSHAW (A.D.), 1977 b. — Nitrogen accumulation in kaolin mining wastes in Cornwall. II. Forage legumes. *Plant & Soil*, **48**, 303-314.
- DANCER (W.S.), HANDLEY (J.F.), BRADSHAW (A.D.), 1977 c. — Nitrogen accumulation in kaolin mining wastes in Cornwall III Nitrogenous fertilizers. *Plant & Soil*, **51**, 471-484.
- DANSERAU (P.), 1954. — Studies on Central Baffin vegetation. I. Bray Island. *Vegetatio*, **5**, 329-339
- DANSERAU (P.) et LEMS (K.), 1957. — The grading of dispersal types in plant communities and their ecological significance. *Contribution de l'Institut Botanique de l'Université de Montréal*, N° 71, 52 p
- DARWIN (C.), 1859. — *On the origin of species by means of natural selection*. (Traduction française de E. BARBIER, de la sixième édition anglaise, publiée par C. REINWALD et Cie.) Maspero. Paris, 1980
- DAUBENMIRE (R.F.), 1968. — *Plant communities : a textbook of plant synecology*. Harper & Row, New-York, 300 p
- DAVIDSON (D.W.) et MORTON (S.R.), 1981. — Myrmecochory in some plants (F. Chenopodiaceae) of the Australian arid zone. *Oecologia*, **50**, 357-366
- DAVIS (K.P.), 1959. — *Forest fire. Control and use*. Mc Graw Hill. 584 p.
- DAVIS (M.B.), 1981. — Quaternary history and the stability of forest communities. In D.C. WEST, H.H. SHUGART et D.B. BÖTKIN, *Forest succession. Concepts and application*. Springer Verlag. New York, 132-153
- DAYTON (P.K.), 1971. — Competition, disturbance, and community organization : the provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. *Ecol. Monogr.*, **41**, 351-389.
- DAYTON (P.K.), 1975. — Experimental evaluation of ecological dominance in a rocky intertidal algal community. *Ecol. Monogr.*, **45**, 137-159
- DEBANO (L.F.) et CONRAD (C.E.), 1978. — The effect of fire on nutrients in a chaparral ecosystem. *Ecology*, **59**, 489-497.
- DEBANO (L.F.), DUNN (P.J.) et CONRAD (C.E.), 1977. — Fire's effect on physical and chemical properties of chaparral soils. In : H.A. MOONEY & C.E. CONRAD (éds.), *Proceedings of the Symp. Envir. conseq. of fire and fuel manag. in Medit. ecosystem*. USDA Forest Serv. Gen. Tech. Rep. WO-3, 65-74

- DEBUSSCHE (M.), 1978. — Étude de la dynamique de la végétation sur le versant nord-ouest du Mont Aigoual. *Thèse docteur Ingénieur. U.S.T.L. Montpellier*, 74 p. + annexes.
- DEBUSSCHE (M.), ESCARRE (J.) et LEPART (J.), 1980. — Changes in Mediterranean shrub communities with *Cytisus purgans* and *Genista scorpius*. *Vegetatio*, 43, 73-82.
- DEBUSSCHE (M.), ESCARRE (J.) et LEPART (J.), 1982. — Ornithology and plant succession in Mediterranean abandoned orchards. *Vegetatio*, 48, 255-266.
- DEBUSSCHE (M.), GODRON (M.), LEPART (J.) et ROMANE (F.), 1977. — An account on the use of a transition matrix. *Agro-Ecosystems*, 3, 81-92.
- DEL MORAL (R.) et CATES (R.G.), 1971. — Allelopathic potential of the dominant vegetation of western Washington. *Ecology*, 52, 1030-1037.
- DELPECH (R.), 1971. — Observations expérimentales sur l'évolution de la végétation de trois types de pelouses subalpines sous l'influence de facteurs anthropogènes. *Cahiers Géogr. Besançon*, 21, 63-79.
- DELPECH (R.), 1975. — Contribution à l'étude expérimentale de la dynamique de la végétation prairiale. *Thèse d'État. Orsay*, 103 p. + annexes.
- DENSLOW (J.S.), 1980. — Patterns of plant species diversity during succession under different disturbances regimes. *Oecologia*, 46, 18-21.
- DE RIBBE (C.), 1865. — Des incendies de forêts dans la région des Maures et de l'Estérel. *Rev. Agric. For. Provence*, 201-213.
- DOBZHANSKY (T.), 1950. — Evolution in the tropics. *Am. Scient.*, 38, 209-221.
- DOCTERS VAN LEEUWEN (W.M.), 1936. — Krakatau, 1883 to 1933. *Ann. Jard. Bot. Buttenzorg*, 56/57, 1-506.
- DOCHE (B.), 1982. — Contribution à l'étude du déterminisme de la dynamique végétale : cas de l'Aubrac montagnard. *Documents de cartographie écologique*, vol. XXV, 23-50.
- DOLINGER (P.M.), EHRLICH (P.R.), FITCH (W.L.) et BREED-LOVE (D.E.), 1973. — Aikalooid and predation patterns in Colorado lupine populations. *Oecologia*, 13, 191-204.
- DONELAN (M.) et THOMPSON (K.), 1980. — Distribution of buried viable seeds along a successional series. *Biol. Conserv.*, 17, 297-311.
- DOWNER (P.S.) et HARTER (R.D.), 1979. — Effects of fire on forest soil and nutrient cycling : an annotated bibliography. *Station Bull. 514 New Hampshire Agricultural Experiment Station*, 31 p.
- DOYLE (T.W.), 1981. — The role of disturbance in the gap dynamics of a montane rain forest. — An application of a tropical forest succession model. In : D.C. WEST, H.H. SHUGART & D.B. BOTKIN (eds), *Forest succession. Concepts and application*. Springer Verlag, New-York, 56-73.
- DRURY (W.H.) et NISBET (I.C.T.), 1973. — Succession. *J. Arnold Arboretum*, 54, 331-368.
- DUREAU DE LA MALLE (A.J.C.A.), 1825. — Mémoire sur l'alternance ou sur ce problème : la succession alternative dans la reproduction des espèces végétales vivant en société, est-elle une loi générale de la nature ? *Ann. Sci. Nat. (Paris)*, 15, 353-381.
- ECKELS (E.), RIESS (W.) et KNAPP (R.), 1976, 1979, 1980, 1981. — Bibliography on fire influences in vegetation. *Excerpta botanica*, B., 15, 277-310, 19 : 187-192, 299-310, 20 : 1-15, 21 : 1-8.
- EDMUNDS (G.F.) et ALLSTAD (D.N.), 1978. — Coevolution in insect herbivores and conifers. *Science*, 199, 941-945.
- EGGLER (W.A.), 1971. — Quantitative studies of vegetation on sixteen young lava flows on the island of Hawaii. *Trop. Ecol.*, 12, 66-100.
- EGLER (F.E.), 1947. — Arid southeast Oahu vegetation, Hawaii. *Ecol. Monog.*, 17, 383-435.
- EGLER (F.E.), 1951. — A commentary on American plant ecology based on the textbooks of 1947-1949. *Ecology*, 32, 673-695.
- EGLER (F.E.), 1954. — Vegetation science concepts. 1° Initial floristic composition, a factor in old field vegetation development. *Vegetatio*, 4, 412-417.
- EHRENFELD (J.G.), 1980. — Understorey response to canopy gaps of varying size in a mature oak forest. *Bull. Torrey Bot. Club*, 107, 29-41.
- EINARSSON (E.), 1967. — The colonisation of Surtsey, the new volcanic island by vascular plants. *Aquilo*, ser. bot., 6, 172-182.
- EK (A.R.) et MONSERUD (R.A.), 1974. — Forest : a computer model for simulating the growth and reproduction of mixed forest stands. Research report A2635, College of Agricultural and Life Sciences, Univ. Wisconsin, Madison. 14 p. + annexes.
- ELLISON (L.), 1960. — Influence of grazing on plant succession of rangelands. *Bot. Rev.*, 26, 1, 1-78.
- ENGELBERG (J.) et BOYARSKY (L.L.), 1979. — The noncybernetic nature of ecosystems. *Am. Nat.*, 114, 317-324.
- ENRIGHT (N.) et OGDEN (J.), 1979. — Application of transition matrix models in forest dynamics : *Araucaria* in Papua New Guinea and *Nothofagus* in New Zealand. *Aust. J. Ecol.*, 4, 3-23.
- ESCARRE (J.), 1979. — Étude de successions post-cultures dans les Hautes garrigues du Montpelhiérais. *Thèse 3ème cycle. U.S.T.L. Montpellier*, 171 p.
- ETIENNE (M.), 1977. — Bases phyto-écologiques du développement des ressources pastorales en Corse. *Thèse Docteur Ingénieur U.S.T.L. Montpellier* 210 p.
- EVANS (F.C.) et DAHL (E.), 1955. — The vegetational structure of an abandoned field in southeastern Michigan and its relations to environmental factors. *Ecology*, 36, 685-706.
- FALINSKY (J.B.), 1978 a. — Uprooted trees, their distribution and influence in the primeval forest biotope. *Vegetatio*, 38, 175-183.
- FALINSKY (J.B.) (éd.), 1978 b. — Vegetation dynamics. Proc. Third Symp. of the Working Group on Succession Res. on Permanent Plots. *Phytocenosis*, 7, 383 p.
- FAVARGER (C.) et RICHARD (J.L.), 1960. — Les enclaves de végétation acidophiles dans le Jura et le problème du climax. In : *Colloque sur les rapports du sol et de la végétation. Société Bot. France*, 99-109.
- FENTON (E.W.), 1935. — The transition from woodland and moorland to grassland in the Spey Valley and elsewhere. *J. Ecol.*, 23, 56-68.
- FENTON (E.W.), 1949. — Vegetation changes in huli grazings with particular reference to heather (*Calluna vulgaris*). *J. Brit. Grassl. Soc.*, 4, 95-103.
- FEYERABEND (P.), 1975. — *Against method*. New Left Books, Londres. (Traduction : Seuil, 1979).
- FLACCUS (E.), 1959. — Revegetation of landslides in the White Mountains of New Hampshire. *Ecology*, 40, 692-703.

- FLEMING (T.H.) et HEITHAUS (E.R.), 1981. — Frugivorous bats, seed shadows, and the structure of tropical forests. *Biotropica*, 13, 45-53.
- FLORET (C.), 1981. — The effects of protection on steppe vegetation in the Mediterranean arid zone of Southern Tunisia. *Vegetatio*, 46, 117-129.
- FLORET (C.), LE FLOC'H (E.), PONTANIER (R.) et ROMANE (F.), 1978. — Modèle écologique régional en vue de la planification et de l'aménagement des parcours des régions arides. Application à la région de Zougrata. Inst. Rég. Arides, Medenine, Dir. Ress. Eau et Sol, Tunis, Doc techn., N°2, 74 p. + 1 carte.
- FLORET (C.), LE FLOC'H (E.), ROMANE (F.) et PONTANIER (R.), 1981. — Dynamique de systèmes écologiques de la zone aride. Application à l'aménagement sur des basses écologiques d'une zone de la Tunisie pré saharienne. *Oecol. Applicata*, 2, 195-214.
- FLORET (C.) et PONTANIER (R.), 1982. — L'aridité en Tunisie pré saharienne. Climat, sol, végétation et aménagement. *Travaux et Documents de l'ORSOTOM*, 150, 1-544.
- FLOYD (A.G.), 1966. — Effect of fire upon weed seeds in the west sclerophyll forest of northern New South Wales. *Aust. J. Bot.*, 14, 243-256.
- FORCIER (L.K.), 1975. — Reproductive strategies and the co-occurrence of climax tree species. *Science*, 189, 808-810.
- FORRESTER (J.W.), 1968. — *Principles of systems*. Wright Allen Press. Cambridge. (Trad. P.S. BARON, 1980. Presses universitaires de Lyon).
- FORRESTER (J.W.), 1971. — *World dynamics*. Wright Allen Press. Cambridge.
- FOSTER (R.), 1980. — Heterogeneity and disturbance in tropical vegetation. In : M.E. SOULE et B.A. WILCOX (éds.), *Conservation Biology. An evolutionary-ecological perspective*. Sinauer Ass., Sunderland, Mass., 75-92.
- FOX (J.F.), 1977. — Alternation and coexistence of tree species. *Am. Nat.*, 111, 69-89.
- FRAIN (M.), 1981. — La végétation des carrières de pouzzolane de la chaîne des Puys et sa dynamique en relation avec le substrat D.E.A., Univ. Clermont II, 53 p.
- FREELAND (W.J.) et JANZEN (D.H.), 1974. — Strategies in herbivory by mammals: the role of plant secondary compounds. *Am. Nat.*, 108, 269-289.
- FROMENT (A.), 1975. — Les premiers stades de la succession végétale après incendie de tourbe dans la réserve naturelle des Hautes Fagnes. *Vegetatio*, 29, 209-214.
- GADGIL (M.) et SOLBRIG (O.T.), 1972. — The concept of r and k selection: evidence from wild flowers and some theoretical considerations. *Am. Nat.*, 106, 14-31.
- GARDWOOD (N.C.), JANOS (D.P.) et BROKAW (N.), 1979. — Earthquake-caused landslides. A major disturbance to tropical forests. *Science*, 205, 997-999.
- GAUDET (J.J.), 1977. — Natural drawdown on Lake Naivasha, Kenya, and the formation of papyrus swamps. *Aquatic Botany*, 3, 1-47.
- GAUSSEN (H.), 1951. — Le dynamisme des biocénoses végétales. *Ann. Biol.*, 27, 90-102.
- GAUTHIER-HION (A.), GAUTIER (J.P.) et QURIS (R.), 1981. — Forest structure and fruit availability as complementary factors influencing habitat use by a troop of monkeys (*Cercopithecus cephus*). *La Terre et la Vie*, 35, 4, 511-536.
- GEHU (J.M.), (éd.), 1980. — *La végétation des sols tourbeux*. Coll. Phytos. Lille J. Cramer. Vaduz.
- GHENT (A.W.), FRASER (D.A.) et THOMAS (J.B.), 1957. — Studies of regeneration of forest stands devastated by the spruce budworm I. *For. Science*, 3, 184-208.
- GILL (A.M.), 1977. — Plant traits adaptive to fires in Mediterranean land ecosystems. In : H.A. MOONEY et C.E. CONRAD (éds.), *Proceedings of the Symp. env. conv. of fire and fuel manag. in Medit. ecosyst* USDA Forest Serv. Gen. Tech. Rep. WO-3, 17-26.
- GILL (A.M.) et GROVES (R.H.), 1981. — Fire regimes in heathlands and their plant ecological effects. In : R.L. SPECHT (ed.), *Ecosystems of the World: Heathlands and related shrublands*. Analytical Studies. Elsevier, 61-84.
- GIMINGHAM (C.H.), 1964. — Dwarf shrub heaths. In : J.M. BURNETT (éd.), *The vegetation of Scotland*. Oliver & Boyd Edinburgh, 232-289.
- GIMINGHAM (C.H.), 1971. — British heathland ecosystems: the outcome of many years of management by fire. *Proc. Ann. Tall Timbers Fire Ecol. Conf.*, 10, 293-321.
- GIMINGHAM (C.H.), 1972. — *Ecology of heathlands*. Chapman & Hall, London, 266 p.
- GIMINGHAM (C.H.), 1978. — *Calluna* and its associated species: some aspects of coexistence in communities. *Vegetatio*, 36, 179-186.
- GLAVAČ (V.), 1963. — Sur le dynamisme et la succession de la végétation dans le parc à essai de la S.I.G.M.A. *Acta Botanica Croatica*, XII, 175-188.
- GLEASON (H.A.), 1917. — The structure and development of the plant association. *Bull. Torrey Bot. Club*, 43, 463-481.
- GLEASON (H.A.), 1926. — The individualistic concept of the plant association. *Bull. Torrey Bot. Club*, 53, 7-26.
- GODRON (M.) et LEPART (J.), 1973. — Sur la représentation de la dynamique de la végétation au moyen de matrices de succession. In : R. TUXEN (éd.), *Sukzessionsforschung*. Ber. Symp. Int. Ver. Vegetationskunde, Rinteln. Cramer, Vaduz, 269-287.
- GODRON (M.) et POISSONET (J.), 1972. — Quatre thèmes complémentaires pour la cartographie de la végétation et du milieu. *Bull. Soc. Languedoc. Géographie*, 6, 3, 329-356.
- GOLLEY (F.), (éd.), 1977. — *Ecological succession*. Benchmark papers in Ecology. Vol. 5. Dowden, Hutchinson & Ross, Inc Stroudsburg, Pennsylvania. XI + 375 p.
- GOMEZ-POMPA (A.), 1971. — Possible papel de la vegetacion secundaria en la evolucion de la flora tropical. *Biotropica*, 3, 125-135.
- GOODFIELD (J.), 1972. — The problem of reduction in biology. *Nature*, 240, 446-448.
- GORHAN (E.), VITOUSEK (P.M.) et REINERS (W.A.), 1979. — The regulation of chemical budgets over the course of terrestrial ecosystem succession. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 10, 53-84.
- GRACIA (C.A.), GRANGER (D.), GUILLEM (J.J.) et ROMANE (F.), 1978. — Analyse de l'évolution de la végétation à partir de deux cartes (1952-1972). In : R. TUXEN (éd.), *Assoziationskomplexe (Stigmen)*. Ber. Symp. Int. Ver. Vegetationskunde. Rinteln. Cramer, Vaduz, 415-434.
- GRIME (J.P.), 1977. — Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *Am. Nat.*, 111, 1169-1194.

- GRIME (J.P.), 1979. — *Plant strategies and vegetation processes*. John Wiley & Sons, 222 p.
- GRIME (J.P.), MACPHERSON-STEWART (S.F.) & DEARMAN (R.S.), 1968. — An investigation of leaf palatability using the snail *Cepaea nemoralis* L., *J. Ecol.*, **56**, 405-420.
- GRIME (J.P.), MASON (G.), CURTIS (A.V.), RODMAN (J.), BAND (S.R.), MOWFORTH (M.A.G.), NEAL (A.M.) & SHAW (S.), 1981. — A comparative study of germination characteristics in a local flora. *J. Ecol.*, **69**, 1017-1059.
- GROSS (K.L.), 1980. — Colonization by *Verbascum thapsus* (Mullein) of an old-field in Michigan: experiments on the effects of vegetation. *J. Ecol.*, **68**, 919-927.
- GRUBB (P.J.), 1977. — The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biol. Rev.*, **52**, 107-145.
- GUILLERM (J.L.), 1978. — Sur les états de transition dans les phytocénoses post-cultures. *Thèse d'Etat. USTL Montpellier*.
- GUINOCHE (M.), 1973. — *Phytosociologie*, Masson et Cie, Paris, 227 p.
- GUTIERREZ (L.T.) & FEY (W.R.), 1975. — Feedback dynamics analysis of secondary successional transients in ecosystems. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **72**, 2733-2737.
- GUTIERREZ (L.T.) & FEY (W.R.), 1980. — *Ecosystem succession: A general hypothesis and a test model of a grassland*. The M.I.T. Press Cambridge, 231 p.
- GUYOT (A.L.), 1957. — Les microassociations végétales au sein du Brometum erecti. *Vegetatio*, **8**, 321-354.
- GUYOT (J.L.), BECKER (Y.), LEVEQUE (L.), BARRALIS (G.) & GRANDJOUAN (G.), 1960. — Sur la présence dans les terres cultivées et incultes de semences dormantes des espèces adventices. *Bull. Serv. Carte Phytogéog.*, **5**, 197-254.
- HAHN (J.T.) & LEARY (R.A.), 1974. — Test of a model of forest succession. *Forest Sci.*, **20**, 212.
- HAINES (B.L.), 1977. — Nitrogen uptake: Apparent pattern during old field succession in southeastern U.S. *Oecologia*, **26**, 295-303.
- HANDEL (S.N.), 1976. — Dispersal ecology of *Carex pedunculata* (Cyperaceae), a new north American myrmecochore. *Amer. J. of Bot.*, **63**, 1071-1079.
- HANES (T.L.), 1971. — Succession after fire in the chaparral of Southern California. *Ecol. Monog.*, **41**, 27-52.
- HANES (T.L.) & JONES (H.W.), 1967. — Post-fire chaparral succession in Southern California. *Ecology*, **48**, 259-264.
- HARPER (J.L.), 1969. — The role of predation in vegetational diversity. In: G.M. WOODWELL & H.H. SMITH (eds.), *Diversity and Stability in ecological systems*. Brookhaven Symposia in Biology, N° 22, 48-62.
- HARPER (J.L.), 1977. — *Population biology of plants*. Academic Press, 892 p.
- HARPER (J.L.), 1980. — Plant demography and ecological theory. *Oikos*, **35**, 244-253.
- HARPER (J.L.), 1982. — *After description*. In E.J. NEWMAN (éd.), *The plant community as a working mechanism*. Blackwell Scientific Pub. Oxford, 11-25.
- HARPER (J.L.), LOVELL (P.H.) & MOORE (K.G.), 1970. — The shapes and sizes of seeds. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **1**, 327-356.
- HARTSHORN (G.S.), 1978. — Tree falls and tropical forest dynamics. In: P.B. TOMLINSON & M.J. ZIMMERMANN (eds.), *Tropical trees as living systems*. Cambridge Univ. Press, 617-638.
- HARTSHORN (G.S.), 1980. — Neotropical forest dynamics. *Biotropica*, **12**, 23-30.
- HEINSELMAN (M.L.), 1981. — Fire and succession in the conifer forests of northern North America. In: D.C. WEST, H.H. SHUGART & D.B. BOTKIN (eds.), *Forest succession. Concepts and application*. Springer Verlag New-York, 374-405.
- HENRY (J.D.) & SWAN (J.M.A.), 1974. — Reconstructing forest history from lived and dead plant material - an approach to the study of forest succession in southwest New Hampshire. *Ecology*, **55**, 772-783.
- HESSING (M.B.), JOHNSON (C.D.) & BALDA (R.P.), 1981. — Secondary succession of desert in North-Central Arizona power-line corridors. *J. Env. Manag.*, **13**, 59-73.
- HICKMAN (J.C.), 1975. — Environmental unpredictability and plastic energy allocation strategies in the annual *Polygonum cascaense* (Polygonaceae). *J. Ecol.*, **63**, 689-701.
- HICKMAN (J.C.) & PITELKA (L.F.), 1975. — Dry weight indicates energy allocation in ecological strategy analysis of plants. *Oecologia*, **21**, 117-121.
- HOBBS (R.J.) & GRACE (J.), 1981. — A study of pattern and process in coastal vegetation using principal components analysis. *Vegetatio*, **44**, 137-153.
- HOLLOWAY (J.K.), 1964. — Projects of biological control of weeds. In: P. DEBACH (éd.), *Biological control of pests and weeds*. Chapman and Hall, London, 650-670.
- HOOL (J.N.), 1966. — A dynamic programming Markov chain approach to forest production control. *Forest Sci. Monog.*, **12**, 1-26.
- HOPE-SIMPSON (J.), 1940. — Studies of the vegetation of the English chalk. VI. Late stages in succession leading to chalk grassland. *J. Ecol.*, **28**, 286-402.
- HORN (H.S.), 1974. — The ecology of secondary succession. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **5**, 25-37.
- HORN (H.S.), 1975 a. — Forest succession. *Scientific American*, **232**, 90-98.
- HORN (H.S.), 1975 b. — Markovian properties of forest succession. In: M.L. CODY & J.M. DIAMOND (eds.), *Ecology and evolution of communities*. Belknap Press of Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass., 196-211.
- HORN (H.S.), 1976. — Succession. In: R. MAY (éd.), *Theoretical ecology*. Blackwell Scientific. Pub. Oxford, 187-204.
- HORN (H.S.) & MACARTHUR (R.H.), 1972. — Competition among fugitive species in a Harlequin environment. *Ecology*, **53**, 749-752.
- HORTON (J.S.) & KRAEBEL (C.J.), 1955. — Development of vegetation after fire in the chamise chaparral of southern California. *Ecology*, **36**, 244-262.
- HOSSAERT-PALAQUI (M.), 1980. — Régénération d'une lande après incendie. II. Reproduction sexuée et capacité de germination d'*Ulex minor* Roth (*Ulex nanus* Sm.). *Bull. Ecol.*, **11**, 3, 387-392.
- HOUSSEAU (C.), ESCARRE (J.) & ROMANE (F.), 1980. — Development of species diversity in some mediterranean plant communities. *Vegetatio*, **43**, 59-72.
- HOWE (H.F.) & SMALLWOOD (J.), 1982. — Ecology of seed dispersal. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **13**, 201-228.

- HUBBELL (S.P.), 1980. — Seed predation and the coexistence of tree species in tropical forests. *Oikos*, **38**, 214-229.
- HUBERT (D.), 1978. — Évaluation du rôle de la végétation des parcs dans le bilan écologique et agro-économique des Causses. *These Docteur Ingénieur, U.S.T.L., Montpellier*, 221 p.
- HUFFAKER (C.B.), 1964. — Fundamentals of biological weed-control. In P. DE BACH et E.I. SCHLINGER (éds.), *Control of insect pests and weeds*, Chapman and Hall, London, 74-117.
- HULST (R. VAN), 1980. — Vegetation dynamics or ecosystems dynamics : dynamic sufficiency in succession theory. *Vegetatio*, **43**, 147-151.
- HURD (L.E.), MELLINGER (M.V.), WOLF (L.L.) et MCNAUGHTON (S.J.), 1971. — Stability and diversity at three trophic levels in terrestrial successional ecosystems. *Science*, **173**, 1134-1136.
- HUSTON (M.), 1979. — A general hypothesis of species diversity. *Am. Nat.*, **113**, 81-101.
- HUTCHINSON (K.J.) et KING (K.L.), 1980. — Management impacts on structure and function of sown grasslands. In : A.I. BREYMEYER & G.M. VAN DYNE (éds.), *Grasslands, systems analysis and man*. IBP. 19 Cambridge Univ. Press, 823-852.
- JACKSON (R.M.) et WILLEMSSEN (R.W.), 1976. — Allopathy in the first stages of secondary succession on the piedmont of New Jersey. *Am. J. Bot.*, **63**, 1015-1023.
- JACQUARD (P.), 1980. — Stratégies adaptatives chez les végétaux : aspects démographiques et niveaux d'étude (organe, individu, population, espèce). In : R. BARBAULT, P. BLANDIN, J.A. MEYER (éds.), *Recherches d'écologie théorique, les stratégies adaptatives*. Maloine S.A. Paris, 159-191.
- JANZEN (D.H.), 1970. — Herbivores and the number of tree species in tropical forest. *Am. Nat.*, **113**, 81-101.
- JANZEN (D.H.), 1971. — Seed predation by animals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **2**, 465-492.
- JANZEN (D.H.), 1978. — A bat-generated fig seed shadow in rainforest. *Biotropica*, **10**, 121.
- JANZEN (D.H.), 1980. — When is it coevolution ? *Evolution*, **34** : 611-612.
- JEFFERS (J.N.R.), 1981. — L'application des modèles à l'urbanisme et à l'aménagement du territoire. *Nature et Ressources*, **XVII**, 16-22.
- JOHNSON (W.C.) et SHARPE (D.M.), 1976. — An analysis of forest dynamics in the northern Georgia Piedmont. *For. Sci.*, **22**, 307-322.
- JOHNSON (W.C.), SHARPE (D.M.), DEANGELIS (D.L.), FIELDS (D.E.) et OLSON (R.J.), 1981. — Modeling seed dispersal and forest island dynamics. In : R.L. BURGESS, D.M. SHARPE (éds.), *Forest islands dynamics in man-dominated landscapes*. Ecological studies N°41 Springer Verlag New-York, Inc., 215-240.
- JOHNSTON (D.W.) et ODUM (E.P.), 1956. — Breeding bird population in relation to plant succession on the Piedmont of Georgia. *Ecology*, **37**, 50-61.
- JOLY DE SAILLY, 1901. — Le sapin supplante le hêtre en montagne. *Revue Scient. du Limousin*, **100**, 49-54.
- JONES (M.G.), 1933. — Grassland management and its influence on the sward. *J.R. Agric. Soc.*, **94**, 201-241.
- JONES (R.M.), 1968. — Seed production of species in the Highveld secondary succession. *J. Ecol.*, **56**, 661-666.
- JORDAN (C.F.), 1981. — Do ecosystems exist ? *Am. Nat.*, **118**, 284-287.
- JOVET (P.), 1937. — Évolution après abandon de culture des champs du Valois. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, **84**, 184-195.
- JUHNEN (M.C.), 1966. — Ecological observations on *Cistus* in the mediterranean vegetation. *Forest Science*, **12**, 415-426.
- KARR (J.R.), 1968. — Habitat and avian diversity on strip mined land in east Central Illinois. *Condor*, **70**, 348-357.
- KARR (J.R.) et ROTH (R.R.), 1971. — Vegetation structure and avian diversity in several new World areas. *Am. Nat.*, **105**, 423-435.
- KAUPPI (P.), HARI (P.), KELLOMAKI (S.), 1978. — A discrete time model for succession of ground cover communities after clear cutting. *Oikos*, **30**, 100-105.
- KAYLL (A.J.) et GIMINGHAM (C.H.), 1965. — Vegetative regeneration of *Calluna vulgaris* after fire. *J. Ecol.*, **53**, 729-734.
- KEELEY (S.C.), KEELEY (J.E.), HUTCHINSON (S.M.), JOHNSON (A.W.), 1981. — Postfire succession of the herbaceous flora in southern California chaparral. *Ecology*, **62**, 1608-1621.
- KEEVER (C.), 1950. — Causes of the succession on old fields of the Piedmont North Carolina. *Ecol. Monog.*, **20**, 229-250.
- KESSELL (S.R.), 1979. — *Gradient modeling. Resource and fire management*. Springer Verlag, 432 p.
- KESSELL (S.R.), 1981. — The challenge of modeling post-disturbance plant succession. *Environ. Manag.*, **5**, 5-15.
- KESSEL (S.R.) et POTTER (M.W.), 1980. — A quantitative succession model of nine Montana forest communities. *Environ. Manag.*, **4**, 227-240.
- KING (J.) et NICHOLSON (I.A.), 1964. — Grasslands of the forest and subalpine zones. In : J.H. BURNETT (éd.), *The vegetation of Scotland*. Oliver & Boyd, Edinburgh, 168-231.
- KING (T.J.), 1977 a. — The plant ecology of ant-hills in calcareous grasslands. I. Patterns of species in relation to ant hills in southern England. *J. Ecol.*, **65**, 235-256.
- KING (T.J.), 1977 b. — The plant ecology of ant-hills in calcareous grasslands. II. Succession on the mounds. *J. Ecol.*, **65**, 257-278.
- KING (T.J.), 1977 c. — The plant ecology of ant-hills in calcareous grasslands. III. Factors affecting the population sizes of selected species. *J. Ecol.*, **65**, 279-316.
- KNAPP (R.), (éd.), 1974. — *Vegetation dynamics*. Handbook of vegetation ecology, N°8. Junk, The Hague, 364 p.
- KORMONDY (E.J.), 1969. — *Concepts of ecology*. Prentice Hall, 209 p.
- KOZŁOWSKI (T.T.) et AHLGREN (C.E.) (éds.), 1974. — *Fire and ecosystems*. Academic Press. New-York, 542 p.
- KRUGER (F.J.), 1977. — Ecology of Cape Fynbos in relation to fire. In : H.A. MOONEY & C.E. CONRAD (éds.), *Proceedings of the Symp. envir. conseq. of fire and fuel manag. in Mediterranean ecosystem*. USDA. Forest Serv., Gen. Tech. Rep. WO-3, 230-244.
- KUHN (T.S.), 1972. — *La structure des révolutions scientifiques*. Flammarion, Paris.
- KUHNHOLTZ-LORDAT (G.), 1923. — *Les dunes du Golfe du Lion. Essai de géographie botanique*. P.U.F., Paris, 291 p.
- KUHNHOLTZ-LORDAT (G.), 1938. — *La terre incendiée, essai d'agronomie comparée*. Lechevalier, Paris, 361 p.

- KUHNHOLTZ-LORDAT (G.), 1949. — La végétation de la Costière et sa cartographie. *Mém. Soc. Et. Sc. Nat. Nîmes*, 8, 61-218.
- KUHNHOLTZ-LORDAT (G.), 1952. — *Le tapis végétal dans ses rapports avec les phénomènes actuels de surface en Basse Provence*. Lechevalier, Paris, 208 p.
- KUHNHOLTZ-LORDAT (G.), 1958. — L'écran vert. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat.*, série B, 9, 276 p.
- LACHAISE (D.), 1982. — Comment les peuplements de plantes et d'insectes phytophages se façonnent mutuellement : la théorie coévolutive de la structure des peuplements. *La Terre et la Vie*, 36, 481-537.
- LAMB (D.), 1980. — Soil nitrogen mineralisation in a secondary rainforest succession. *Oecologia*, 47, 257-263.
- LANGENHEIM (J.H.), 1956. — Plant succession on a subalpine earthflow in Colorado. *Ecology*, 37, 301-317.
- LAURENT (L.), 1937. — A propos des incendies de forêt en Basse Provence. *Le Chêne*, 44, 139-148.
- LEAK (W.B.), 1970. — Successional change in northern hardwoods predicted by birth and death simulation. *Ecology*, 51, 794-801.
- LEBRETON (P.), 1982. — Tanins ou alcaloïdes : deux tactiques phytochimiques de dissuasion des herbivores. *La Terre et la Vie*, 36, 539-572.
- LEBRUN (J.), 1960. — Étude sur la flore et la végétation des champs de lave au nord du lac Kivu. *Expl. Parc. Nat. Albert* (Bruxelles), 2.
- LEDIG (F.T.) et LITTLE (S.), 1979. — Pitch pine (*Pinus rigida* Mill.) : Ecology, physiology and genetics. In : R.T.T. FORMAN (ed.), *Pine Barrens Ecosystems and Landscape*. Academic Press, New York, 347-368.
- LE FLOCH (E.), LONG (G.), POISSONET (J.) et GODRON (M.), 1972. — Cartographie de la végétation et de son écologie. In : *Atlas Régional du Languedoc-Roussillon*. Berger-Levrault éd., Paris.
- LEGG (C.J.), 1980. — A markovian approach to the study of heath vegetation dynamics. *Bull. Ecol.*, 11, 393-404.
- LE HOUEROU (H.N.), 1974. — Fire and vegetation in the Mediterranean basin. *Proc. Ann. Tall Timbers Fire Ecol. Conf.*, 13, 237-277.
- LE HOUEROU (H.N.), 1981. — Long term dynamics in arid-land vegetation and ecosystems of North-Africa. In : D.W. GOODALL, M. EVENARI et I. NOY-MEIR (eds.), *IBP Synthesis*. Cambridge University Press, 357-384.
- LEIGH (E.G.), 1975. — Structure and climate in tropical rain forest. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 6, 67-86.
- LEMEÉ (G.), 1945. — Morphologie et végétation actuelle des tourbières d'Auvergne. *Rev. Sc. Nat. Auvergne*, 3/4, 59-70.
- LEMEÉ (G.), 1956. — Un exemple de la dynamique des groupements végétaux dans un lac tourbière de cirque glaciaire vosgien : la tourbière du Frankenthal. *Bull. Ass. Philomatique d'Alsace et de Lorraine*, IX, 4, 200-203.
- LEMEÉ (G.), 1967. — *Précis de biogéographie*. Masson et Cie. Paris, 358 p.
- LEMEÉ (G.), 1978. — La hêtraie naturelle de Fontainebleau. In : M. LAMOTTE & F. BOURILLIERE (eds.), *Problèmes d'écologie : écosystèmes terrestres*. Masson, Paris, 75-128.
- LENOBLE (F.), 1926. — A propos des associations végétales. *Bull. Soc. Bot. France*, 73, 873-893.
- LEONARD (A.), 1959. — Contribution à l'étude de la colonisation des champs de laves du volcan Nyamuragira par les végétaux. *Végétal*, 8, 250-258.
- LESLIE (P.J.), 1945. — On the use of matrices in certain populations mathematics. *Biometrika*, 33, 183-212.
- LESLIE (P.H.), 1948. — Some further notes on the use of matrices in population mathematics. *Biometrika*, 35, 213-245.
- LEVIN (D.A.), 1976. — The chemical defenses of plants to pathogens and herbivores. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 7, 121-159.
- LEVIN (D.A.), 1981. — Dispersal versus gene flow in plants. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 68, 233-253.
- LEVIN (D.A.) et KERSTER (H.W.), 1974. — Gene flow in seed plants. *Evolutionary Biology*, 7, 139-220.
- LEVIN (S.A.), 1976. — Population dynamics models in heterogeneous environment. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 7, 287-310.
- LEVINS (R.) et LEWONTIN (R.), 1980. — Dialectics and reductionism in ecology. *Synthese*, 43, 47-78.
- LIGON (J.D.), 1978. — Reproductive interdependence of pinon jays and piñon pines. *Ecol. Monogr.*, 48, 111-126.
- LIKENS (G.E.), BORMANN (F.H.), PIERCE (R.S.), EATON (J.S.) et JOHNSON (N.M.), 1977. — *Biogeochemistry of a forested ecosystem*. Springer-Verlag, 146 p.
- LINDSAY (M.) et BRATTON (S.P.), 1979 a. — The vegetation of grassy balds and other high elevation disturbed areas in the Great Smoky Mountains National Park. *Bull. Torrey Bot. Club.*, 106, 264-275.
- LINDSAY (M.) et BRATTON (S.P.), 1979 b. — Grassy balds on the Great Smoky Mountains : Their history and flora in relation to potential management. *Environ. Manag.*, 3, 417-430.
- LITTLE (S.), 1979. — Fire and plant succession in the New Jersey Pine Barrens. In : R.T.T. FORMAN (ed.), *Pine Barrens Ecosystems and Landscape*. Academic Press, New-York, 297-314.
- LITTLE (S.) et SOMES (H.A.), 1964. — Releasing pitch pine sprouts from old stools ineffective. *J. For.*, 62, 23-26.
- LIVINGSTON (R.B.), 1972. — Influence of birds, stones and soil on the establishment of pasture jumper, *Juniperus communis*, and red cedar, *J. virginiana* in New England pastures. *Ecology*, 53, 1141-1147.
- LIVINGSTON (R.B.) et ALLESSIO (M.L.), 1968. — Buried viable seed in successional field and forests stands, Harvard Forest Massachusetts. *Bull. Torrey Bot. Club.*, 95, 58-69.
- LOISEAU (P.) et MERLE (G.), 1981. — Production et évolution des landes à callune dans la région du Puy de Dôme (Puy-de-Dôme). *Oecol. Appl.*, 2, 283-298.
- LONDO (G.), 1974. — Successive mapping of dune slack vegetation. *Végétal*, 29, 51-61.
- LONG (G.), 1960. — Les terrains de parcours de plaine, de plateau et de basse montagne dans la région méditerranéenne. *Fourrages*, 4, 97-127.
- LONG (G.), 1974. — *Diagnostic phytocologique et aménagement du territoire. II. Application du diagnostic phytocologique*. Masson, Paris, 222 p.
- LORIMER (C.G.), 1977. — The presettlement forest and natural disturbance cycle of northeastern Maine. *Ecology*, 58, 139-148.
- LOUCKS (O.L.), 1970. — Evolution of diversity, efficiency, and community stability. *Am. Zool.*, 10, 17-25.

- LUBCHENCO (J.), 1978. — Plant species diversity in a marine intertidal community: importance of herbivore food preference and algal competitive abilities. *Am. Nat.*, **112**, 23-29.
- LUDI (W.), 1930. — Die methoden der sukzessionsforschung in der pflanzensoziologie. In: *Handb. biol. Arbeitsmeth.*, **11**, 5, 527-728.
- LUFTENSTEINER (H.W.), 1980. — Der reproduktion aufwand in vier mittlere europäischen Pflanzengemeinschaften. *Pl. Syst. Evol.*, **135**, 235-251.
- MAAREL (E. VAN DER), 1971. — Plant species diversity in relation to management. In: E. DUFFEY & A.S. WATT (eds.), *The scientific management of animal and plant communities for conservation*. Blackwell Sci. Pub., 45-63.
- MAAREL (E. VAN DER), 1975. — Observations sur la structure et la dynamique de la végétation des dunes de Voorn-Pays Bas. In: J.M. GEHU (éd.), *La végétation des dunes maritimes*. Coll. Phytosoc. Cramer, Vaduz, 167-183.
- MAAREL (E. VAN DER), 1978. — Experimental succession research in a coastal dune grassland, a preliminary report. *Vegetatio*, **38**, 21-28.
- MAAREL (E. VAN DER), 1980 a. — *Succession*. Symposium on advances in vegetation sciences. Nijmegen. Dr. Junk Publ. The Hague, Boston & London.
- MAAREL (E. VAN DER), 1980 b. — Vegetation development in a former orchard under different treatments; a preliminary report. *Vegetatio*, **43**, 95-102.
- MAAREL (E. VAN DER), 1981. — Fluctuations in a coastal dune grassland due to fluctuations in rainfall: Experimental evidence. *Vegetatio*, **47**, 259-265.
- MAAREL (E. VAN DER) et WERGER (M. J.A.), 1978. — On the treatment of succession data. *Phytocenosis*, **7**, 1/2/3/4, 257-278.
- MAC ARTHUR (R.H.), 1958. — Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests. *Ecology*, **39**, 599-619.
- MAC ARTHUR (R.H.), 1972. — *Geographical ecology*. Harper & Row, New-York.
- MAC ARTHUR (R.H.) et CONNELL (J.H.), 1966. — *The biology of populations*. Wiley, New-York.
- MAC ARTHUR (R.H.) et MAC ARTHUR (J.W.), 1961. — On bird species diversity. *Ecology*, **42**, 594-598.
- MAC ARTHUR (R.H.) et WILSON (E.O.), 1967. — *The theory of island biogeography*. Princeton Univ. Press, Princeton.
- MAILLET (J.), 1981. — Évolution de la flore adventice dans le Montpellierais sous la pression des techniques culturales. Thèse de Docteur Ingénieur. U.S.T.L., Montpellier, 200 p.
- MAJOR (J.), 1974. — Kinds and rates of changes in vegetation and chronofunctions. In: R. KNAPP (éd.), *Vegetation dynamics*. Dr. Junk, The Hague, 7-18.
- MALONE (C.R.), 1969. — The effects of diazinon contamination on an old-field ecosystem. *Am. Midl. Nat.*, **83**, 1-27.
- MALTBY (E.), 1980. — The impact of severe fire on *Calluna* moorlands in the north York moors. *Bull. Ecol.*, **11**, 683-708.
- MARGALEF (R.), 1957. — La teoria de la informacion en ecologia. *Mem. Real Acad. Ciencias Artes Barcelona*, **32**, 373-449.
- MARGALEF (R.), 1963. — On certain unifying principles in ecology. *Am. Nat.*, **97**, 357-374.
- MARGALEF (R.), 1968. — *Perspectives in ecological theory*. Univ. Chicago Press, 111 p.
- MARGALEF (R.), 1974. — *Ecologia*. Ed. Omega, Barcelona, 951 p.
- MARGALEF (R.), 1979. — The organisation of space. *Oikos*, **33**, 152-159.
- MARKS (P. L.), 1974. — The role of pin cherry (*Prunus pensylvanica* L.) in the maintenance of stability in northern hardwood ecosystems. *Ecol. Monog.*, **44**, 73-88.
- MASON (H.L.), 1947. — Evolution in certain floristic associations in western North America. *Ecol. Monog.*, **17**, 201-210.
- MATHON (C. C.), 1952. — Description, écologie et dynamique de quelques phytocénoses en Haute-Provence occidentale (Montagne de Lure). *Ann. Biol.*, **28**, 165-174.
- MATTE (H.), 1978. — Der Tannenhiäher (*Nucifraga caryocatactes*) im Engadin. *Muniersche Geogr. Arb.*, **2**, 1-87.
- MAURY-LECHON (G.), 1982. — Régénération forestière sur 25 ha de coupe papetière en forêt dense humide de Guyane française. *C.R. Acad. Sci. Paris*, **294**, 975-978.
- MAY (R.M.), 1973. — *Stability and complexity in model ecosystems*. Princeton Univ. Press, Princeton.
- MAY (R.M.), 1976. — Introduction. In: R.M. MAY (éd.), *Theoretical ecology. Principles and applications*. Blackwell Scient. Pub. Oxford, 1-3.
- MAY (R.M.) et MAC ARTHUR (R.H.), 1972. — Niche overlap as a function of environmental variability. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.*, **69**, 1109-1113.
- MC INTOSH (P. P.), 1976. — Ecology since 1900. In: B. J. TAYLOR & T. J. WHITE (eds.), *Issues and ideas in America*. Univ. Oklahoma Press, 353-372.
- MC INTOSH (P. P.), 1980. — The relationship between succession and the recovery process in ecosystems. In: J. CAIRNS (éd.), *The recovery process in damaged ecosystems*. Ann. Arbor. Sci. Pub. Inc., Michigan, 11-62.
- MC KEY (D.), 1974. — Adaptive patterns in Alkaloid physiology. *Am. Nat.*, **108**, 305-320.
- MC KEY (D.), 1975. — The ecology of coevolved seed dispersal systems. In: L.E. GILBERT & P. H. RAVEN (eds.), *Coevolution of animals and plants*. Univ. of Texas Press, Austin & London, 159-191.
- MELLINGER (M. V.) et MC NAUGHTON (S. J.), 1975. — Structure and function of successional vascular plant communities in Central New-York. *Ecol. Monog.*, **45**, 161-182.
- MILES (J.), 1979. — *Vegetation dynamics*. Chapman & Hall, London, 80 p.
- MILES (J.), 1981. — Problems in heathland and grassland vegetation. *Vegetatio*, **46**, 61-74.
- MILES (J.) et KINNAIRD (J. W.), 1979. — Grazing: with particular reference to birch, juniper and Scots pine in the Scottish Highlands. *Scott. For.*, **33**, 280-289.
- MILLER (G. R.) et MILES (J.), 1970. — Regeneration of heather (*Calluna vulgaris* (L.) Hull) at different ages and seasons in north-east Scotland. *J. Appl. Ecol.*, **7**, 51-60.
- MILTON (W. E. J.), 1940. — The effect of manuring, grazing and cutting of the yield, botanical and chemical composition of natural hill pastures. *J. Ecol.*, **28**, 328-356.
- MILTON (W. E. J.), 1947. — The composition of natural hill pasture under controlled and free grazing, cutting and manuring. *Welsh J. Agric.*, **14**, 182-195.

- MILTON (W.E.J.) et DAVIS (R.O.), 1947. — The yield, botanical and chemical composition of natural hill herbage under manuring, controlled grazing and hay conditions. *J. Ecol.*, **35**, 65-95.
- MOLINIER (R.) et MULLER (P.), 1938 — La dissémination des espèces végétales. *Rev. Gén. Bot.*, **50**, 53-72, 152-169, 202-221, 541-546.
- MONTES (R.A.) et CHRISTENSEN (N.L.), 1979 — Nitrication and succession in the Piedmont of North Carolina. *Forest Science*, **25**, 287-297.
- MOONEY (H.A.) et CONRAD (C.E.), (eds.), 1977. — *Proceedings of the symposium on the environmental consequences of fire and fuel management in Mediterranean ecosystems*. U.S.D.A. Forest Serv., Gen. Tech. Rep. WO-3, 498 p.
- MOONEY (H.A.) et PARSONS (D.J.), 1973. — Structure and function of the California chaparral—an example from San Dimas. In: F. DI CASTRI & H.A. MOONEY (eds.), *Mediterranean type Ecosystems. Origin and structure*. Springer-Verlag, 83-112.
- MORRISON (R.G.) et YARRANTON (G.A.), 1973. — Diversity, richness and evenness during a primary sand dune succession at Grand Bend, Ontario. *Can. J. Bot.*, **51**, 2401-2411.
- MOSER (J.W.), 1972. — Dynamics of an uneven-aged forest stand. *Forest Science*, **18**, 184-191.
- MUELLER-DOMBOIS (D.) et ELIENBERG (H.), 1974. — *Aims and methods of vegetation ecology*. John Wiley & Sons, 547 p.
- MULLER-SCHNEIDER (P.), 1955. — Verbreitungsbiologie der Blütenpflanzen. Veröff. Geobot. Inst. Rastatt. Zürich. Heft. **30**, 152 p.
- MURPHY (G.I.), 1968. — Pattern in the life history and the environment. *Am. Nat.*, **102**, 391-403.
- NAGEL (J.L.), 1950. — Changement d'essences. *Jour. For. Suisse*, **101**, 95-104.
- NAMUR (C. de), 1978. — Observations sur les premiers stades de la reconstitution de la forêt dense humide. Etude floristique. *Cah. ORSTOM, ser. bot.*, **XIII**, 203-210.
- NAVEH (Z.), 1975. — The evolutionary significance of fire in the mediterranean region. *Vegetatio*, **29**, 199-208.
- NAVEH (Z.), 1977. — The role of fire in the mediterranean landscape of Israel. In: H.A. MOONEY & C.E. CONRAD (eds.), *Proc. Symp. Envir. conseq. of Fire & Fuel Manag. in Medit. Ecosyst.* U.S.D.A., WO-3, 299-306.
- NAVEH (Z.) et KINSKY (J.), 1975. — The effect of climate and management on species diversity of Tabor oak savanna pastures. In: *Proc. 6th Sci. Conf. Isr. Ecol. Soc.*, 284-296.
- NAVEH (Z.) et WHITTAKER (R.H.), 1980. — Structural and floristic diversity of shrublands and woodlands in northern Israel and other mediterranean areas. *Vegetatio*, **41**, 171-190.
- NEWELL (S.J.) et TRAMER (E.J.), 1978. — Reproductive strategies in herbaceous plant communities during succession. *Ecology*, **59**, 228-234.
- NICHOLSON (S.A.) et MONK (C.D.), 1974. — Plant species diversity in old field succession on the Georgia Piedmont. *Ecology*, **55**, 1075-1085.
- NIERING (W.A.) et EGLER (F.E.), 1955. — A shrub community of *Viburnum lentago* stable for twenty five years. *Ecology*, **36**, 356-360.
- NOBLE (I.R.) et SLATYER (R.O.), 1977. — Post-fire succession of plants in mediterranean ecosystems. In: H.A. MOONEY & C.E. CONRAD (eds.), *Proc. Symp. Envir. Conseq. of Fire & Fuel Manag. in Medit. Ecosyst.* U.S.D.A., WO-3, 27-36.
- NOBLE (I.R.) et SLATYER (R.O.), 1978. — The effect of disturbances on plant succession. *Proc. Ecol. Soc. Aust.*, **10**, 135-145.
- NOBLE (I.R.) et SLATYER (R.O.), 1980. — The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances. *Vegetatio*, **43**, 5-22.
- O'DOWD (D.J.) et HAY (M.E.), 1980 — Mutualism between harvester ant and a desert ephemeral seed escape from rodents. *Ecology*, **61**, 531-540.
- ODUM (E.P.), 1960 — Organic production and turnover in old field succession. *Ecology*, **41**, 34-49.
- ODUM (E.P.), 1969. — The strategy of ecosystem development. *Science*, **164**, 262-270.
- ODUM (E.P.), 1971. — *Fundamentals of ecology*. W.B. Saunders Co., 639 p. + XVI.
- OHMAN (L.F.) et GRIGAL (D.F.), 1979. — Early revegetation and nutrient dynamics following the 1971 Little Sioux forest fire in Northeastern Minnesota. *Forest Sci. Monog.*, **21**, 80 p.
- OLDEMAN (R.A.A.), 1974. — Écotypes des arbres et gradients verticaux en forêt guyanaise. *La Terre et la Vie*, **28**, 487-520.
- OLIVER (C.D.) et STEPHENS (E.P.), 1977. — Reconstruction of a mixed-species forest in Central New England. *Ecology*, **58**, 562-572.
- OLSON (J.S.), 1958. — Rates of succession and soil changes on southern Lake Michigan sand dunes. *Bot. Gaz.*, **119**, 125-170.
- OLSVING (L.S.), 1979. — Pattern and diversity analysis of the irradiated oak-pine forest, Brookhaven, New-York. *Vegetatio*, **40**, 65-78.
- ONER (M.) et OFIAS (S.), 1977. — Plant succession on the Kula volcano in Turkey. *Vegetatio*, **34**, 55-62.
- OOSTING (H.J.), 1942. — An ecological analysis of the plant communities of Piedmont North Carolina. *Amer. Midl. Nat.*, **28**, 1-126.
- OOSTING (H.J.) et HUMPHREYS (M.E.), 1940. — Buried viable seeds in a successional series of old field and forest soils. *Bull. Torrey Bot. Club*, **67**, 253-273.
- OPLER (P.A.), BAKER (H.G.) et FRANKIE (G.W.), 1977. — Recovery of tropical lowland forest ecosystems. In: J. CAIRNS, K.L. DICKSON et E.E. HERRICKS (eds.), *Recovery and restoration of damaged ecosystems*. Univ. Press of Virginia Charlottesville, 379-419.
- OPLER (P.A.), BAKER (H.G.) et FRANKIE (G.W.), 1980. — Plant reproduction characteristics during secondary succession in neotropical lowland forest ecosystem. *Biotropica*, **12**, 40-46.
- OPPENHEIM (P.) et PUTNAM (H.), 1980 — L'unité de la science : une hypothèse de travail. In: P. JACOB (éd. techn.), *De Vienne à Cambridge. L'héritage du positivisme logique de 1950 à nos jours*. Gallimard, Paris, 337-377.
- OSMAN (R.W.) et WHITLATCH (R.B.), 1978. — Patterns of species diversity : fact or artifact? *Paleobiology*, **4**, 41-54.
- PAINE (R.T.), 1966. — Food web complexity and species diversity. *Am. Nat.*, **100**, 65-75.
- PARRISH (J.A.D.) et BAZZAZ (F.A.), 1982a. — Competitive interactions in plant communities of different successional age. *Ecology*, **63**, 314-320.
- PARRISH (J.A.D.) et BAZZAZ (F.A.), 1982b. — Responses of plants from three successional communities to a nutrient gradient. *J. Ecol.*, **70**, 233-248.

- PATRIC (J.H.) et HANES (T.L.), 1964. — Chaparral succession in a San Gabriel mountains area in California. *Ecology*, **45**, 353-360
- PATTEN (B.C.), 1971. — A linear state space model in grassland Research report, Univ. of Georgia, Athens.
- PATTEN (B.C.) et ODOM (E.P.), 1981. — The cybernetic nature of ecosystems. *Am. Nat.*, **118**, 886-895
- PAUL (P.), 1977. — Rôle du Brachypode (*Brachypodium pinnatum*) dans l'appauvrissement de la flore des pelouses xerophiles. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, **124**, 465-468
- PAUTOU (G.), THOMAS (J.), AIN (G.), MERIAUDEAU (R.), GILLOT (B.) et NEUBURGER (M.C.), 1972. — Étude écologique des îles du Rhône entre Seyssel et Lyon. Organisation opérationnelle de la démontification. Univ. Sc et Med Grenoble. Lab. Biol., Veg., 54 p
- PEDEN (L.M.), WILLIAMS (J.S.) et FRAYER (W.E.), 1973. — A Markov model for stand projection. *Forest Science*, **19**, 303-314
- PEET (R.K.), 1981. — Changes in biomass and production during secondary succession. In: D.C. WEST, H.H. SHUGART et D.B. BOTKIN (éds.), *Forest Succession Concepts and application* Springer-Verlag, 324-338
- PETAL (J.), HAKUBECZYK (H.) et WOJCIK (Z.), 1970. — Influence des fournis sur les modifications des sols et des plantes dans les milieux de prairies. In: J. PHILLIPSON (éd.), *Methods of study of soil ecology* U.N.E.S.C.O., 235-240
- PETERS (R.H.), 1976. — Tautology in evolution and ecology. *Am. Nat.*, **110**, 1-12
- PETIT (D.), 1980. — La végétation des terrils du nord de la France; Ecologie, phytosociologie, dynamique. Thèse d'Etat. Univ. Sciences et Techniques de Lille. 250 p
- PHIPPS (R.L.), 1979. — Simulation of wetlands forest vegetation dynamics. *Ecological modelling*, **7**, 257-288
- PIANKA (E.R.), 1966. — Latitudinal gradients in species diversity: a review on concepts. *Am. Nat.*, **100**, 36-46.
- PIANKA (E.R.), 1970. — On r and K selection. *Am. Nat.*, **104**, 592-597
- PICKETT (S.T.A.), 1976. — Succession: an evolutionary interpretation. *Am. Nat.*, **110**, 107-119.
- PICKETT (S.T.A.), 1980. — Non-equilibrium coexistence of plants. *Bull. Torrey Bot. Club*, **107**, 238-248
- PICKETT (S.T.A.), 1982. — Population patterns through twenty years of old field succession. *Vegetatio*, **49**, 45-59
- PIELOU (E.C.), 1975. — *Ecological diversity*. Wiley Interscience. London, 165 p
- PIJL (L. VAN DER), 1972. — *Principles of dispersal in higher plants*. 2nd Edition. Springer Verlag, 162 p
- PIMENTAL (D.), LEVIN (S.A.) et SOANS (A.B.), 1975. — On the evolution of energy balance in some exploiter-victim systems. *Ecology*, **56**, 381-390
- PINDER (J.E.), 1975. — Effects of species removal on an old field plant community. *Ecology*, **56**, 747-751.
- PLATT (W.J.), 1975. — The colonization and formation of equilibrium plant species associations on badger disturbances in a tall grass prairie. *Ecol. Monog.*, **45**, 285-305.
- PLATT (W.J.) et WEIS (I.M.), 1977. — Resource partitioning and competition within a guild of fugitive prairie plants. *Am. Nat.*, **111**, 479-513.
- POISSONET (J.), 1968. — Essai d'approche quantitative de l'interprétation des thèmes cartographiques de la végétation et son écologie en Sologne. Thèse Docteur Ingénieur. U.S.T.L. Montpellier. 171 p
- POISSONET (J.), POISSONET (P.) et THIAULT (M.), 1981. — Development of flora, vegetation and grazing value in experimental plots of a *Quercus coccifera* garrigue. *Vegetatio*, **46/47**, 91-104.
- POISSONET (P.), AUSTIN (M.P.), MAAREL (E. VAN DER), ROMANE (F.) et SCHMIDT (W.) (éds.), 1981 a. — *Vegetation dynamics in grasslands, heathlands and mediterranean ligneous formations*. *Vegetatio*, **46/47**, 286 p
- POISSONET (P.), COLLIN (C.), FLORET (C.), GRANDJANNY (M.), GUILLERM (J.L.), LE FLOCH (E.), LONG (G.), POISSONET (J.), RAMBAL (S.), THIAULT (M.) et TRABAUD (L.), 1981 b. — Recherches expérimentales sur un système écologique complexe. La garrigue de *Quercus coccifera* L. Premier rapport de synthèse. Département d'Ecologie Générale CEPE/CNRS. Montpellier, 348 p
- POISSONET (P.), ROMANE (F.), THIAULT (M.) et TRABAUD (L.), 1978. — Évolution d'une garrigue de *Quercus coccifera* L. soumise à divers traitements: quelques résultats des cinq premières années. *Vegetatio*, **38**, 135-142
- POISSONET (P.) et THIAULT (M.), 1978. — Quelques problèmes posés par une série d'expériences faites dans une garrigue de *Quercus coccifera* L. *Phytocenosis*, **7**, 191-202
- PONS (A.), 1953. — Le peuplement végétal sur les anciennes cultures de la région du Grand Lubéron (Vaucluse). *Recueil Trav. Lab. Bot. Géol. et Zool. Fac. Sciences*, Univ. Montpellier. Série Bot., **6**, 135-147.
- PONS (A.), 1983. — La paléocologie face aux variations spatiales du bioclimat méditerranéen. In: Fondation Emberger et Sauvage. Colloque de bioclimatologie méditerranéenne. *Mém. Bull. Soc. Bot. Fr.* (à paraître).
- PONS (A.) et VERNET (J.L.), 1971. — Une synthèse nouvelle de l'histoire du Chêne vert (*Quercus ilex* L.). *Bull. Soc. Bot. Fr.*, **118**, 841-850.
- POORE (M.E.D.), 1968. — Studies in Malaysian rain forest. I. The forests on triassic sediments in Jengka forest reserve. *J. Ecol.*, **56**, 143-196.
- PORTER (D.M.), 1976. — Geography and dispersal of Galapagos Islands vascular plants. *Nature*, **264**, 745-746.
- PRIMACK (R.B.), 1979. — Reproductive effort in annual and perennial species of *Plantago* (Plantaginaceae). *Am. Nat.*, **114**, 51-62.
- PROCTOR (V.W.), 1968. — Long-distance dispersal of seeds by retention in digestive tract of birds. *Science*, **166**, 321-322.
- PURCHASE (B.S.), 1974. — Evaluation of the claim that grass root exudates inhibit nitrification. *Plant & Soil*, **41**, 527-539.
- PURDIE (R.W.), 1977 a. — Early stages of regeneration after burning in dry sclerophyll vegetation. I. Regeneration of the understorey by vegetative means. *Aust. J. Bot.*, **25**, 21-34.
- PURDIE (R.W.), 1977 b. — Early stages of regeneration after burning in dry sclerophyll vegetation. II. Regeneration by seed germination. *Aust. J. Bot.*, **25**, 35-46.
- PURDIE (R.W.) et SLATYER (R.O.), 1976. — Vegetation succession after fire in sclerophyll woodland communities in southeastern Australia. *Aust. J. Ecol.*, **1**, 223-236

- PUTWAIN (P.D.) et HARPER (J.L.), 1970. — Studies in the dynamics of plant populations III. The influence of associated species on populations of *Rumex acetosa* L. and *R. acetosella* L. in grassland. *J. Ecol.*, **58**, 251-264.
- QUANTIN, A., 1935. — L'évolution de la végétation à l'étage de la chênaie dans le Jura méridional. *Comm. S.T.G.M.A.*, **37**, 1-382.
- QUEZEL (P.), GAMISANS (J.) et GRUBER (M.), 1980. — Biogéographie et mise en place des flores méditerranéennes. In: Colloque de la Fondation Louis Emberger sur «la mise en place, l'évolution et la caractérisation de la flore et de la végétation circum-méditerranéenne. *Naturalia Mompeliensis*. N° hors série, 41-51.
- QUEZEL (P.) et GRANEL DE SOLIGNAC (L.), 1953. — A propos de la régénération des futaies de Chênes pubescents et de Hêtres dans la zone méridionale des Causses. *Rec. Trav. Lab. Bot. Geol. et Zool. Fac. Sciences, Univ. Montpellier, Série Bot.*, **6**, 149-167.
- RAISON (R.J.), 1980. — A review of the role of fire in nutrient cycling in Australian native forests, and of methodology for studying the fire-nutrient interaction. *Aust. J. Ecol.*, **5**, 15-21.
- RANNEY (J.W.), BRUNER (M.C.) et LEVENION (J.B.), 1981. — The importance of edge in the structure and dynamics of forest islands. In: R.L. BURGESS et D.M. SHARPE (éds.), *Forest Island dynamics in man-dominated landscapes*. Ecological Studies, **41**. Springer-Verlag, New-York, 67-96.
- RANWELL (D.S.), 1960. — Newborough Warren, Anglesey. III. Changes in vegetation on parts of the dune system after the loss of rabbits by myxomatosis. *J. Ecol.*, **48**, 385-397.
- RAYNAL (D.J.) et BAZZAZ (F.A.), 1975. — Interference of winter annuals with *Ambrosia artemisiifolia* in early successional fields. *Ecology*, **56**, 35-49.
- READER (P.M.) et SOUTHWOOD (T.R.E.), 1981. — The relationship between palatability to invertebrates and the successional status of a plant. *Oecologia*, **51**, 271-275.
- REDETZKE (K.A.) et PAUR (L.F.), 1975. — Long-term grazing intensity data from the Great Plains. *US/IBP Grassland Biome Tech. Rep.*, N°272, Colorado State Univ. Fort Collins, 120 p.
- REDETZKE (K.A.) et VAN DYNE (G.M.), 1976. — A matrix model of a rangeland grazing system. *J. Range Manag.*, **29**, 425-430.
- REED (K.L.) et CLARK (S.G.), 1976. — Succession simulator : a coniferous forest simulation. *Coniferous Forest Biome Bulletin*, 11 Univ. Washington.
- REGHER (D.L.) et BAZZAZ (F.A.), 1979. — The population dynamics of *Eriogon canadensis*, a successional winter annual. *J. of Ecology*, **67**, 923-933.
- REINERS (W.A.), 1981. — Nitrogen cycling in relation to ecosystem succession. *Ecol. Bull.*, **33**, 507-528.
- REINERS (W.A.), WORLEY (I.A.) et LAWRENCE (B.D.), 1971. — Plant diversity in a chronosequence at Glacier Bay Alaska. *Ecology*, **52**, 55-69.
- REJMANEK (M.), HAAGEROVA (R.) et HAAGER (J.), 1982. — Progress of plant succession on the Parcain volcan : 25 years after activity ceased. *Am. Midl. Nat.*, **108**, 194-198.
- REY (P.), 1960. — *Essai de phytocénétique biogéographique*. C.N.R.S., Paris, 399 p.
- RHOADES (D.F.) et CATES (R.G.), 1976. — Towards a general theory of plant-antheribion chemistry. In: J. WALLACE & R. MANSELL (éds.), *Recent Adv. Phytocem.* N°10, 168-213.
- RICE (B.) et WESTOBY (M.), 1981. — Myrmecochory in sclerophyll vegetation of the West Head, New South Wales. *Aust. J. Ecol.*, **6**, 291-298.
- RICE (E.L.), 1974. — *Allelopathy*. Academic Press, New-York.
- RICE (E.L.), 1979. — Allelopathy - An update. *Bot. Rev.*, **45**, 15-109.
- RICE (E.L.) et PANCHOLY (S.K.), 1972. — Inhibition of nitrification by climax ecosystems. *Am. J. Bot.*, **59**, 1033-1040.
- RICHARD (J.L.), 1975. — Dynamique de la végétation au bord du Grand Glacier d'Aletsch (Alpes Suisses). In: W. SCHMIDT (éd.), *Sukzessionsforschung. Bericht Int. Symp. der Int. Verein. für Vegetationskunde*. Cramer, Vaduz, 189-209.
- RICHARDS (P.W.), 1952. — *The tropical rain forest : an ecological study*. Cambridge Univ. Press, London, 450 p.
- RICHARDS (P.W.) et WILLIAMSON (G.B.), 1975. — Treefalls and patterns of understorey species in a wet lowland tropical forest. *Ecology*, **56**, 1226-1229.
- RICKLEFS (R.E.), 1976. — *The economy of nature*. Chiron Press, Portland, Oregon, 455 p.
- RIDLEY (H.N.), 1930. — *The dispersal of plants throughout the world*. L. Reeve & Co. Ashford, Great Britain, 744 p.
- ROBERTS (R.D.), MARRS (R.H.) et BRADSHAW (A.D.), 1980. — Ecosystem development on reclaimed china clay wastes. II. Nutrient compartmentation and nitrogen mineralization. *J. Appl. Ecol.*, **17**, 719-726.
- ROBERTSON (G.P.) et VITOUSEK (P.M.), 1981. — Nitrification potentials in primary and secondary succession. *Ecology*, **62**, 376-386.
- ROBERTSON (J.M.S.), 1979. — Etude critique de la bibliographie concernant les incendies de forêt aux Etats-Unis et au Canada et discussion des possibilités d'adaptation de certaines techniques en France méditerranéenne. *Thèse de 3ème cycle Univ. Paris 6*, 243 p + annexes.
- ROBERTSON (R.A.) et NICHOLSON (I.A.), 1961. — The response of some hill pasture types to lime and phosphate. *J. British Grassl. Soc.*, **16**, 117-125.
- ROOS (F.H.) et QUINN (J.A.), 1977. — Phenology and reproductive allocation in *Andropogon scoparius* (Gramineae) populations in communities of different successional stages. *Amer. J. Bot.*, **64**, 535-540.
- RUNKLE (J.R.), 1981. — Gap regeneration in some old-growth forests of the eastern United States. *Ecology*, **62**, 1041-1051.
- SAARINEN (R.), (éd.), 1980. — Conceptual issues in ecology. *Synthese*, **43**, 3-349.
- SALISBURY (E.J.), 1925. — Note on the edaphic succession in some dune soils with special reference to the time factor. *J. Ecol.*, **13**, 322-328.
- SALISBURY (E.J.), 1942. — *The reproductive capacity of plants*. Bell, London.
- SCHAEFFER (R.) et MOREAU (R.), 1958. — L'alternance des essences. *Bull. Soc. For. de Franche-Comté*, **29**, 3-12, 76-84, 277-288.
- SCHAEFFER (W.M.) et GADGIL (M.D.), 1975. — Selection for optimal life histories in plants. In: M.L. CODY & J.M. DIAMOND (éds.), *Ecology and evolution of communities*. The Belknap Press of Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass., 142-157.
- SCHAEFFER (W.M.) et LEIGH (E.G.), 1976. — The prospective role of mathematical theory in plant ecology. *Syst. Bot.*, **1**, 209-232.

- SCHMIDT (W.) (éd.), 1975. — *Sukzessionsforschung. Berichte der Internationalen Symposien der Internationalen Vereinigung für Vegetationskunde*. Rinteln. J. Cramer, Vaduz
- SCHOWALTER (T.D.), 1981. — Insect herbivore relationships to the state of the host plant: biotic regulation of ecosystem nutrient cycling through ecological succession. *Oikos*, 37, 126-130
- SCHOWALTER (T.D.), WARREN WEBB (J.) et CROSSLEY (D.A.), 1981. — Community structure and nutrient content of canopy arthropods in clearcut and uncut forest ecosystems. *Ecology*, 62, 1010-1019.
- SCOTT (J.A.), FRENCH (N.R.) et LEETHAM (J.N.), 1979. — Patterns of consumption in grassland. In: N. FRENCH (éd.), *Perspectives in grassland ecology*. Ecological Studies 32, Springer-Verlag, 89-105.
- SELLECK (G.W.), 1960. — The climax concept. *Bot. Rev.*, 26, 534-545.
- SERNANDER (R.), 1906. — Entwurf einer Monographie und biologie der diasporon. *N. Acta. Reg. Soc. Sc. Uppsahensis*, Uppsala.
- SHAFI (M.I.) et YARRANTON (G.A.), 1973. — Vegetational heterogeneity during a secondary (post-fire) succession. *Canad. J. Bot.*, 51, 73-90
- SHARP (W.M.) et SPRAGUE (V.G.S.), 1967. — Flowering and fruiting in the white oaks, pistillate flowering, acorn development, weather and yield. *Ecology*, 48, 243-251
- SHEA (S.R.), MC CORMICK (J.) et PROTLOCK (C.C.), 1979. — The effect of fires on regeneration of leguminous species in the southern Jarrah. *Aust. J. Ecol.*, 4, 195-205
- SHELDON (J.C.), 1974. — The behavior of seed in soil. III. The influence of seed morphology and the behavior of seedlings on the establishment of plants from surface laying seeds. *J. Ecol.*, 62, 46-66
- SHUGART (H.H.), CROW (T.R.) et HETT (J.M.), 1973. — Forest succession models: a rationale and methodology for modeling forest succession over large regions. *For. Sci.*, 19, 203-212.
- SHUGART (H.H.), HOPKINS (M.S.), BURGESS (I.P.) et MORTLOCK (A.T.), 1981a. — The development of a succession model for subtropical rain forest and its application to assess the effects of timber harvest at Wanganah State Forest, New South Wales. *J. Environ. Monit.*, 11, 243-265
- SHUGART (H.H.) et NOBLE (I.R.), 1981. — A computer model of succession and fire response of the high altitude *Eucalyptus* forests of the Brindabella Range, Australian Capital Territory. *Aust. J. Ecol.*, 6, 149-164
- SHUGART (H.H.) et WEST (D.C.), 1977. — Development of an Appalachian deciduous forest succession model and its application to assessment of the impact of the chestnut blight. *J. Environ. Manag.*, 5, 161-179
- SHUGART (H.H.) et WEST (D.C.), 1980. — Forest succession models. *BioScience*, 30, 308-313.
- SHUGART (H.H.), WEST (D.C.) et EMANUEL (W.R.), 1981b. — Patterns and dynamics of forests: An application of simulation. In: D.C. WEST, H.H. SHUGART et D.B. BOTKIN, *Forest succession. Concepts and application*. Springer-Verlag New-York, 74-94
- SHURE (D.J.), 1981. — Insecticide effects on early succession in an old field ecosystem. *Ecology*, 52, 271-279
- SICCAMA (T.G.), BOTKIN (D.B.), BORMANN (F.H.) et LIKENS (G.E.), 1969. — Computer simulation of a northern hardwood forest. *Bull. Ecol. Soc. Am.*, 50, 93
- SIMBERLOFF (D.S.), 1980. — A succession of paradigms in ecology, essentialism to materialism and probabilism. *Synthese*, 42, 3-19
- SLATYER (R.O.), 1977. — Dynamic changes in terrestrial ecosystems: patterns of change, techniques for study and applications to management. *MAB Technical Notes*, 4, UNESCO, Paris.
- SMATHERS (G.A.) et MUELLER-DOMBOIS (D.), 1974. — Invasion and recovery of vegetation after a volcanic eruption in Hawaii. *National Park Service, Sci. Monog. Series*, 5.
- SMIDT (J.T. de), HULLU (E. de), 1980. — Cyclic succession or fluctuations in permanent plots in heath vegetation. *Actes du Symposium, Dynamique de la végétation dans les formations herbacées, les landes et les formations méditerranéennes ligneuses*. Montpellier, 15-20 septembre 1980
- SMITH (A.J.), 1975. — Invasion and ecstis of bird-disseminated woody plants in a temperate forest sere. *Ecology*, 56, 19-34
- SMITH (C.C.), 1970. — The evolution of pine squirrels (*Tamiasciurus*) and confers. *Ecol. Monog.*, 40, 349-371.
- SMITH (C.C.), 1975. — The coevolution of plant and seed predators in: L.E. GILBERT & P.H. RAVEN, *Coevolution of animals and plants*. Univ. Texas Press, Austin & London, 53-77.
- SNOW (D.W.), 1971. — Evolutionary aspects of fruit-eating by birds. *Ibis*, 113, 194-202.
- SNOW (D.W.), 1981. — Tropical frugivorous birds and their food plants: a world survey. *Biotropica*, 13, 1-14.
- SOLBRIG (O.T.) et SIMPSON (B.B.), 1974. — Components of regulation of a population of dandelions in Michigan. *J. Ecol.*, 62, 473-486.
- SOLBRIG (O.T.), JAIN (S.), JOHNSON (G.B.) et RAVEN (P.H.), (éds.), 1979. — *Topics in plant population biology*. Columbia Univ Press. 589 p
- SOUZA (W.F.), 1979. — Experimental investigations of disturbance and ecological succession in a rocky intertidal algal community. *Ecol. Monog.*, 49, 227-254.
- SPECHT (R.L.), 1973. — Structure and functional response of ecosystems in the mediterranean climate of Australia. In: F. DI CASTRI & H.A. MOONEY (éds.), *Mediterranean type ecosystems. Origin and structure*. Springer-Verlag, 113-119
- SPECHT (R.L.), RAYSON (P.) et JACKSON (M.), 1958. — Dark Island heath (Ninety Mile Plain, South Australia). VI. Pyric succession: changes in composition, coverage, dry weight, and mineral nutrient status. *Aust. J. Bot.*, 6, 59-88.
- SPENCER (H.), 1874. — *The principles of sociology*. Vol. 1. D. Appleton, New-York.
- SPRUGEL (D.G.), 1976. — Dynamic structure of wave-regenerated *Abies balsamea* forests in the northeastern United States. *J. Ecol.*, 64, 889-911
- STAPANIAN (M.A.) et SMITH (C.C.), 1978. — A model for seed scatterhoarding: coevolution of fox squirrels and black walnuts. *Ecology*, 59, 884-896
- STEHLÉ (H.), 1979, 1980. — Premières observations sur la reconstitution du tapis végétal sur le volcan de la Soufrière de la Guadeloupe après les éruptions de Juillet-Août 1976 et Mars 1977. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 126 (3): 349-359, 127 (2): 159-168
- STEWART (A.J.A.) et THOMPSON (K.), 1982. — Reproductive strategies of six herbaceous perennial species in relation to a successional sequence. *Oecologia*, 52, 269-272

- STOWE (L. G.), 1979. — Allelopathy and its influence on the distribution of plants in an Illinois old-field. *J. Ecol.*, **67**, 1065-1085
- STRONG (D. R.), 1977. — Epiphyte loads, tree falls, and perennial disruption: a mechanism for maintaining higher tree species richness in the tropics without animals. *J. Biogeogr.*, **4**, 215-218.
- SWARTZMAN (G. L.) et SINGH (J. S.), 1974. — A dynamic programming approach to optimal grazing strategies using a succession model for a tropical grassland. *J. Appl. Ecol.*, **11**, 537-548
- TALLIS (J. H.), 1983. — Changes in wetland communities. In: A. J. P. GORE (éd.) *Mires, Swamp, Fen and Moor*, A. General studies Elsevier, Amsterdam, 311-347.
- TANSLEY (A. G.), 1935. — The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology*, **16**, 284-307.
- TANSLEY (A. G.), 1939. — *The British Islands and their vegetation* Cambridge Univ. Press, 930 p
- TANSLEY (A. G.) et ADAMSON (R. S.), 1925. — Studies of the vegetation of the English Chalk. III. The chalk grasslands of the Hampshire-Sussex border. *J. Ecol.*, **13**, 177-233
- THIAULT, PRUD'HON, REBOUL, BECHET, MOLENAT et THERIEZ, 1979. — Amélioration pastorale de la garrigue. *Xèmes Journées du Grenier de Thex*. INRA, 375-396
- THOMAS (A. S.), 1960. — Changes in vegetation since the advent of myxomatosis. *J. Ecol.*, **48**: 287-306
- THOMAS (A. S.), 1963. — Further changes in vegetation since the advent of myxomatosis. *J. Ecol.*, **51**, 151-186
- THOMPSON (J. N.), 1980. — Treefalls and colonization patterns of temperate forests. *Am. Midl. Nat.*, **104**, 176-184
- THURSTON (J. M.), 1969. — The effect of liming and fertilizers on the botanical composition of permanent grassland and on the yield of hay. In: I. H. RORISON (éd.), *Symposium of the British ecological society*. Blackwell scientific publications
- THURSTON (J. M.), WILLIAMS (E. D.) et JOHNSTON (A. E.), 1976. — Modern developments in an experiment on permanent grassland started in 1856: Effects of fertilizers and lime on botanical composition and crop and soil analyses. *Ann. Agron.*, **27**, 1043-1082
- TISDALE (E. W.), FOSBERG (M. A.) et POULTON (C. E.), 1966. — Vegetation and soil development on a recently glaciated area near Mount Robson, British Columbia. *Ecology*, **47**, 517-523.
- TODD (R. L.), SWANK (W. T.), DOUGLASS (J. E.), KERR (P. L.), BROCKWAY (D. L.) et MONK (C. D.), 1975. — The relationship between nitrate concentration in the Southern Appalachian Mountain streams and terrestrial nitriders. *Agro-Ecosystem*, **2**, 127-132
- TRABAUD (L.), 1970. — Quelques valeurs et observations sur la phytodynamique des surfaces incendiées dans le Bas-Languedoc (premiers résultats). *Naturalia Monspel.*, série Bot., **21**, 231-242.
- TRABAUD (L.), 1974. — Experimental study of the effects of prescribed burning on a *Quercus coccifera* L. garrigue. *Proc. Ann. Tall Timbers Fire Ecol. Conf.*, **13**, 97-129
- TRABAUD (L.), 1979. — Étude du comportement du feu dans la garrigue de Chêne kermès à partir des températures et des vitesses de propagation. *Ann. Sci. Forest.*, **36**, 13-38
- TRABAUD (L.), 1980. — Impact biologique et écologique des feux de végétation sur l'organisation, la structure et l'évolution de la végétation des zones de garrigues du Bas-Languedoc. *Thèse d'Etat*. U.S.T.L., Montpellier, 288 p
- TRABAUD (L.) et LEPART (J.), 1980. — Diversity and stability in garrigue ecosystems after fire. *Vegetatio*, **43**, 49-57
- TRABAUD (L.) et LEPART (J.), 1981. — Changes in the floristic composition of a *Quercus coccifera* L. garrigue in relation to different fire regimes. *Vegetatio*, **46**, 105-116.
- TREGUBOV (V.), 1959. — Évolution des forêts résineuses des Préalpes de Savoie. Étude phytosociologique. *Ann. de l'École Nat. des Eaux et Forêts* XVI, 171-232.
- TRIAT-LAVAL (H.), 1979. — Histoire de la forêt provençale depuis 15 000 ans d'après l'analyse pollinique. *Forêt méditerranéenne*, **1**, 19-24
- TROLLOPE (W. S. W.), 1971. — Fire as a method of eradicating macchia vegetation in the Amato Mountains of South Africa; experimental and field scale results. In: *Proc. Ann. Tall Timbers Fire Ecol. Conf.*, **11**, 99-102
- TUBBS (C. H.), 1973. — Allelopathic relationship between yellow birch and sugar maple seedlings. *Forest Sci.*, **19**, 139-145
- TUNSTALL (B. R.), WALKER (J.) et GILL (A. M.), 1976. — Temperature distribution around cylinders during grassfires. *Forest Sci.*, **22**, 269-276.
- TÜJEN (R.), 1956. — Die heutige potentielle natürliche vegetation als gegenstand der vegetation karterung. *Angew. Pflanzensoziol. (Stolzenau, Weser)* **13**: 5-42
- UHL (C.), CLARK (K.), CLARK (H.) et MURPHY (P.), 1981. — Early plant succession after cutting and burning in the upper Rio Negro region of the Amazon basin. *J. Ecol.*, **69**, 631-649
- UHL (C.), JORDAN (C.), CLARK (K.), CLARK (H.) et HERRERA (R.), 1982. — Ecosystem recovery in Amazonian caatinga forest after cutting and burning, and bulldozer clearing treatments. *Oikos*, **38**, 310-320
- USHER (M. B.), 1966. — A matrix approach to the management of renewable resources with special reference to selection forests. *J. Appl. Ecol.*, **3**, 355-367.
- USHER (M. B.), 1979. — Markovian approaches to ecological succession. *J. Anim. Ecol.*, **48**, 413-426
- USHER (M. B.), 1981. — Modeling ecological succession, with particular reference to markovian models. *Vegetatio*, **46**, 11-18
- VALK (A. G. VAN DER), 1981. — Succession in wetlands: a gleasonian approach. *Ecology*, **62**, 688-696
- VARTIANEN (T.), 1980. — Succession of island vegetation in the land uplift area of the northernmost Gulf of Bothnia, Finland. *Acta Bot. Fennica*, **115**, 1-105.
- VEBLER (T. T.) et ASHTON (D. H.), 1978. — Catastrophic influences on the vegetation of the Valdivian Andes, Chile. *Vegetatio*, **36**, 149-168.
- VEBLER (T. T.), ASHTON (D. H.), SCHLEGEL (F. M.) et VEBLER (A. T.), 1977. — Plant succession in a timberline depressed by vulcanism in south-central Chile. *J. Biogeogr.*, **4**, 275-294
- VIERECK (L. A.), 1966. — Plant succession and soil development on gravel outwash of the Muldrow Glacier, Alaska. *Ecol. Monogr.*, **36**, 181-199
- VITOUSEK (P. M.) et REINERS (W. A.), 1975. — Ecosystem succession and nutrient retention: a hypothesis. *Bioscience*, **25**, 376-381.
- VOGL (R. J.), 1973. — Ecology of knobcone pine in the Santa Ana Mountains, California. *Ecol. Monogr.*, **43**, 125-143

- VOGL (R. J.), 1977. — Fire frequency and site degradation. In: H. A. MOONEY & C. E. CONRAD (éds.), *Proc. Symp. Env. conseq. of Fire and Fuel manag. in Medit. ecosyst.* U.S.D.A. Forest. Serv. Gen. Tech. Rep., WO-3, 193-201.
- VOGL (R. J.), 1980. — The ecological factors that produce perturbation-dependent ecosystems. In: J. CAIRNS (éd.), *The recovery process in damaged ecosystems.* Ann. Arbor. Science Pub. Michigan, 63-94.
- VOGL (R. J.) et SCHORR (P. K.), 1972. — Fire and manzanita chaparral in the San Jacinto Mountains, California. *Ecology*, **53**, 1179-1188.
- VOISIN (A. J.), 1960. — *Dynamique des herbages*. La Maison Rustique, Paris, 319 p.
- VUILLEMIN (J.) et BULARD (G.), 1981. — Ecophysiologie de la germination de *Cistus albidus* L. et *Cistus monspeliensis* L. *Natura-Montspeliensis*, Serie Bot., **46**, 1-11.
- WAGGONER (P.) et STEPHENS (G.), 1970. — Transition probabilities for a forest. *Nature*, **225**, 1160-1161.
- WALKER (D.), 1970. — Direction and rate in some British Postglacial hydroses. In: D. WALKER & R. G. WEST (éds.), *Studies in the vegetational history of the British Isles*. Cambridge Univ. Press., 117-139.
- WALL (S. B. VAN DER) et BALDA (R. P.), 1977. — Coadaptations of the Clark's Nutcracker and the Pinon Pine for efficient seed harvest and dispersal. *Ecol. Monog.*, **47**, 89-111.
- WALTER (H.), 1937. — Pflanzensoziologie und Sukzessionslehre. *Zeitschr. f. Bot.*, **31**, 545-559.
- WALTER (J. M.), 1972-1973-1974. — Arbres et forêts alluviales du Rhin. *Bull. Soc. Hist. Nat. Colmar*, **55**, 37-88.
- WASPER (A. J.), HASAN (S.), WAHBA (W. L.) et CARESCHE (L. J.), 1974. — The ecology of *Chondrilla juncea* in the Western Mediterranean. *J. Appl. Ecol.*, **11**, 783-800.
- WARDLE (P.), 1959. — The regeneration of *Fraxinus excelsior* in woods with a field layer of *Mercurialis perennis*. *J. Ecol.*, **47**, 483-497.
- WASER (N. M.) et PRICE (M. V.), 1981. — Effects of grazing on diversity of annual plants in the Sonoran desert. *Oecologia*, **50**, 407-411.
- WATT (A. S.), 1925. — On the ecology of british beechwood with special reference to their regeneration. Part II. The development and structure of beach communities on the Sussex Downs. *J. Ecol.*, **13**, 27-73.
- WATT (A. S.), 1947. — Pattern and process in the plant community. *J. Ecol.*, **35**, 1-22.
- WATT (A. S.), 1955. — Bracken versus heather : a study in plant sociology. *J. Ecol.*, **43**, 490-506.
- WATT (A. S.), 1957. — The effect of excluding rabbits from grassland B (Mesobrometum) in Breckland. *J. Ecol.*, **45**, 861-878.
- WATT (A. S.), 1960. — The effect of excluding rabbits from acidophilous grassland in Breckland. *J. Ecol.*, **48**, 601-604.
- WATT (A. S.), 1981. — Further observations on the effects of excluding rabbits from grassland A in East Anglian Breckland : the pattern of change and factors affecting it. *J. Ecol.*, **69**, 509-536.
- WEAVER (J. E.), 1954. — A seventeen-year study of plant succession in prairie. *Am. J. Bot.*, **41**, 31-38.
- WEAVER (J. E.) et ALBERTSON (F. W.), 1943. — Resurvey of grasses, forbs and underground plant parts at the end of the great drought. *Ecol. Monog.*, **13**, 63-117.
- WEAVER (J. E.) et ALBERTSON (F. W.), 1944. — Nature and degree of recovery of grassland from the great drought of 1933 to 1940. *Ecol. Monog.*, **14**, 393-479.
- WEAVER (J. E.) et HANSEN (W. W.), 1941. — Regeneration of native midwestern pastures under protection. *Nebr. Cons. Bull.*, **23**, 91 p.
- WEBB (L. J.), 1958. — Cyclones as an ecological factor in tropical lowland rain forest, north Queensland. *Aust. J. Bot.*, **6**, 220-228.
- WEBB (L. J.), TRACEY (L. G.) et WILLIAMS (W. T.), 1972. — Regeneration and pattern in the subtropical rain forest. *J. Ecol.*, **60**, 675-685.
- WERNER (P. A.), 1975. — The effects of plant litter on germination in teasel, *Dipsacus sylvestris* Huds. *Amer. Midl. Nat.*, **94**, 470-476.
- WERNER (P. A.), 1977. — Colonization success of a "biennial" plant species : Experimental field studies in species colonization and replacement. *Ecology*, **58**, 840-849.
- WERNER (P. A.), 1979. — Competition and coexistence of similar species. In: O. T. SOLBRIG, S. JAIN, G. B. JOHNSON, P. H. RAVEN, Topics in plant population biology. Columbia Univ. Press. New-York, 287-310.
- WERNER (P. A.) et PLATT (W. J.), 1976. — Ecological relationships of co-occurring goldenrods (*Solidago* : Compositae). *Am. Nat.*, **110**, 959-971.
- WEST (D. C.), MC LAUGHLIN (S. B.) et SHUGART (H. H.), 1980. — Simulated forest response to chronic air pollution stress. *J. Environ. Qual.*, **9**, 43-49.
- WEST (D. C.), SHUGART (H. H.) et BOTKIN (D. B.), 1981. — *Forest Succession. Concepts and Application*. Springer Verlag, New-York, 517 p.
- WHEELWRIGHT (N. T.) et ORIANS (G. H.), 1982. — Seed dispersal by animals : contrast with pollen dispersal, problems of terminology, and constraints on coevolution. *Am. Nat.*, **119**, 402-413.
- WHITE (P. S.), 1979. — Pattern, process, and natural disturbance in vegetation. *Bot. Rev.*, **45**, 229-299.
- WHITTAKER (R. H.), 1951. — A criticism of the plant association and climatic climax concepts. *Northwest Sci.*, **25**, 17-31.
- WHITTAKER (R. H.), 1953. — A consideration of climax theory : the climax as a population and pattern. *Ecol. Monog.*, **23**, 41-78.
- WHITTAKER (R. H.), 1972. — Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, **21**, 213-251.
- WHITTAKER (R. H.), 1974. — Climax concepts and recognition. In: R. KNAPP (éd.), *Vegetation dynamics*. Handbook of vegetation science, 8. Dr. Junk, The Hague, 138-154.
- WHITTAKER (R. H.), 1975. — *Communities and ecosystems*. 2nd ed., MacMillan, 385 p.
- WHITTAKER (R. H.) et FEENEY (P. P.), 1971. — Allelochemicals : chemical interactions between species. *Science*, **171**, 757-770.
- WHITTAKER (R. H.) et LEVIN (S. A.), 1977. — The role of mosaic phenomena in natural communities. *Theoretical Pop. Biology*, **12**, 117-139.
- WHITTAKER (R. H.) et WOODWELL (G. M.), 1973. — Retrogression and concencline distance. In: R. H. WHITTAKER (éd.), *Ordination and classification of communities*. Handbook of Veget. Science, 5. Dr. Junk, The Hague, 53-74.

- WILBUR (H.M.), TINKLE (D.W.) et COLLINS (J.P.), 1974. — Environmental certainty, trophic level, and resource availability in life history evolution. *Am. Nat.*, **108**, 805-817.
- WILLIAMS (E.D.), 1978. — Botanical composition of the Park Grass plots at Rothamsted 1856-1976. Rothamsted Exp. Sta., Harpenden, 1-61.
- WILLIAMS (W.T.), LANCE (G.N.), WEBB (L.J.), TRACEY (J.G.) et DALE (M.B.), 1969. — Studies in the numerical analysis of complex rain forests communities III. The analysis of successional data. *J. Ecol.*, **57**, 515-535.
- WILLIAMSON (G.B.), 1975. — Pattern and seral composition in an old-growth beech-maple forest. *Ecology*, **56**, 727-731.
- WILLIS (A.J.), 1963. — Braunton Burrows. The effects on the vegetation of the addition of mineral nutrients to the dune soils. *J. Ecol.*, **51**, 353-374.
- WILTSHIRE (G.H.), 1973. — Response of grasses to nitrogen source. *J. Appl. Ecol.*, **10**, 429-435.
- WOODS (K.D.), 1979. — Reciprocal replacement and the maintenance of codominance in a beech-maple forest. *Oikos*, **33**, 31-39.
- WOODWELL (G.M.), 1967. — Radiation and the patterns of nature. *Science*, **156**, 461-470.
- WOODWELL (G.M.), 1974. — Success, succession and Adam Smith. *Bioscience*, **24**, 81-87.
- WRIGHT (H.E.), 1974. — Landscape development, forest fires, and wilderness management. *Science*, **186**, 487-495.
- YARRANTON (G.A.) et MORRISON (R.G.), 1974. — Spatial dynamics of a primary succession : nucleation. *J. Ecol.*, **62**, 417-428.
- YSABEAU (A.), 1844. — Des forêts du Var et des incendies qui les dévastent. *Ann. Forest*, **3**, 439-444.
- ZACKRISSON (O.), 1977. — Influence of forest fires on the north swedish boreal forest. *Oikos*, **29**, 22-32.
- ZEEVALKING (H.J.) et FRESCO (L.F.M.), 1977. — Rabbit grazing and species diversity in a dune area. *Vegetatio*, **35**, 193-196.

LES CULICIDES EXOPHILES ET MAMMOPHILES DANS LE NORD DE L'ISÈRE : ESSAI DE CARTOGRAPHIE A VISÉE ÉPIDÉMIOLOGIQUE, A GRANDE ÉCHELLE, EN PÉRIODE ESTIVALE

par Bruno GILOT*, Michel PUECH**, Jacky GIREL***

Laboratoire «Écologie et Biogéographie des grands systèmes montagneux»
de l'Université de Grenoble I, associé au CNRS (LA 242)
et Laboratoire de Biologie Végétale, B.P. 68 - 38402 ST MARTIN D'HÈRES (France)

MOTS-CLÉS : Cartographie épidémiologique — Moustiques — Alpes françaises du Nord (Isère, France).

KEY-WORDS : Epidemiological mapping — Mosquitoes — French Northern Alps (Isère, France)

RÉSUMÉ

Le but du travail est de poser les bases d'une cartographie des femelles de Culicides exophiles et mammophiles, au moment où elles sont susceptibles d'exercer leur activité trophique, et d'essayer de quantifier cette activité (intérêt épidémiologique).

L'essai (à 1/10 000) est effectué pendant l'été sur le territoire de la commune de Courtenay-Lancin (Ile Crémieu, Isère), où le recensement de la faune culicidienne a mis en évidence 19 espèces, pour la plupart très largement répandues en France. On procède à l'échantillonnage dans le cadre d'un découpage a priori de l'espace, fondé sur des critères physiologiques et phytosociologiques, à l'aide d'un piège mettant en œuvre un appât animal (lapin). Les résultats permettent de définir, pour les cinq espèces les mieux représentées en été (*Aedes* et *Coquillettidia*), des secteurs de potentialités entomologiques et épidémiologiques différentes (la différence portant sur le nombre de moustiques, la gamme des espèces présentes et sur l'intensité de leur activité trophique).

Les Culicides ont bénéficié en France d'un grand nombre d'études, plus particulièrement depuis la création des Ententes interdépartementales de Démoustication. Cependant, la priorité a toujours été accordée à l'écologie du stade larvaire : fixité de ce stade, repérage facile et cartographie aisée grâce à l'indicateur végétal, possibilités d'interventions focalisées, au prix d'une pollution minimale du milieu, sont autant de raisons qui ont conduit à privilégier ce stade. Le résultat en a été la mise au point de méthodes de lutte largement opérationnelles aujourd'hui, sur un vaste territoire.

SUMMARY

The aim of this research is to establish the basis of an exophilous and mammophilous mosquitoes map when the females are able to exert their trophic activity; furthermore, an attempt to quantify this activity has been made (epidemiological interest).

The mapping essay (scale: 1/10 000) was carried out during a summer season in Courtenay-district (Ile Crémieu, North of Isère): nineteen mosquitoes species (most of them being common in France) have been recorded. The investigated territory is divided first, according to physiological and phytosociological criteria; then, mosquitoes-traps (the bait is a rabbit) are set in every pattern recognized out of vegetation data.

This research concerning the five commonest species in summer (*Aedes* and *Coquillettidia*) allows to the authors the delimitation of different «epidemiological potentialities areas» in the investigated territory.

Cependant, les études portant sur le stade adulte des Culicides ont été un peu négligées jusqu'à présent; les connaissances acquises dans ce domaine sont particulièrement fragmentaires, et, de ce fait, pratiquement inutilisables dans le cadre d'études épidémiologiques. Or, la transmission des maladies vectorielles est liée de façon étroite à la répartition du vecteur (en général les imagoes femelles) dans l'espace et dans le temps, à sa densité, à son aptitude trophique, à ses possibilités de déplacement.

ABRÉVIATIONS

A. = *Aedes*

An. = *Anopheles*

Cu. = *Culiseta*

Cq. = *Coquillettidia*

C. = *Culex*

* Charge de Recherches à l'INSERM
** Docteur 3ème cycle Université I de Grenoble
*** Biologiste au CNRS

La mise au point de méthodes qui permettraient de situer clairement les populations de vecteurs aîlés sur un territoire de vaste superficie s'avère, nécessaire. A cette fin, nous avons essayé de transposer aux femelles de *Culicidés* les méthodes qui ont fait leur preuve pour la cartographie des larves (RIOUX *et al.*, 1957 ; AIN et PAUTOU, 1969 ; PAUTOU *et al.*, 1973 ; MAIRE *et al.*, 1976) et pour la cartographie d'Arthropodes terrestres, les tiques (GILOT *et al.*, 1979, 1981). Le travail que nous présentons ici a été conçu à l'occasion d'une étude épidémiologique de la myxomatose : nous avons essayé de définir quel pouvait être l'apport de méthodes cartographiques pour situer avec précision les femelles de *Culicidés* à deux moments qui paraissent privilégiés pour le transfert ou la survie du germe : le moment du repas sanguin (transfert du germe aux populations réceptives), l'hibernation (possibilité de survie du virus). C'est le premier de ces problèmes qui sera évoqué ici.

I — LE TERRITOIRE D'ÉTUDE : CARACTÉRISTIQUES ÉCOLOGIQUES ET FAUNISTIQUES

A — CARACTÉRISTIQUES ÉCOLOGIQUES

La région étudiée couvre 600 ha environ, situés sur le territoire de la commune de Courtenay (hameau de Lancia). Elle appartient à une région que géographes et géologues appellent plateau ou île de Crémieu, prolongement du Jura isolé par la plaine alluviale du Rhône. Les altitudes sont de l'ordre de 250 m pour les plus basses alors que les plus élevées dépassent 400 m.

a) Climatologie

— Les postes de la météorologie situés à Boulieu, Saint-Victor de Morestel, Bourgoin et Leyrieu dans l'île Crémieu pour le premier, et sur son pourtour immédiat pour les trois autres, permettent d'évaluer la pluviosité annuelle à environ 900-1000 mm de pluie ; les températures annuelles moyennes sont voisines de 10°C.

— La station de Boulieu située à 5 km environ de la zone d'étude permet d'avoir des informations précises sur le climat local pour les dix dernières années et pour la période d'étude, tant en ce qui concerne la pluviosité (tableau 1) que les températures (tableau 2). En revanche les mesures de mouvements d'air et de durée d'insolation ne sont pas effectuées à Boulieu.

Généralement la pluviosité estivale (juin, juillet, août) représente 23 % du total annuel (l'automne, saison la plus arrosée représentant 28,5 %. Le mois de juillet 1979 a été particulièrement sec (20 mm de pluie seulement).

— La région de Courtenay-Lancia présente une topographie variée. Il en résulte l'existence de nombreux microclimats qui dépendent de l'exposition, de la présence de plans d'eau, de l'existence et de la position des roches... La caractérisation de ces microclimats nécessiterait la mise en oeuvre de stations et d'observateurs nombreux. Plusieurs années de mesure seraient nécessaires. Dans l'impossibilité d'implanter ce réseau, nous avons utilisé le végétal (le groupement et parfois même l'espèce) en tant qu'intégrateur des différents microclimats. Chaque groupement résulte de conditions écologiques bien précises et agit diversement sur la vie animale suivant ses caractéristiques propres (densité du couvert, existence d'une strate herbacée bien développée...).

TABLEAU 1
La pluviosité locale (en mm) mesurée à la station météorologique de Boulieu (Isère),

	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Total annuel
1971-1980	85,9	89,8	88,7	80,6	81	95,6	59,4	97	85,6	98,4	117,6	73,8	1053,4
1979	148	94	171	63	77	121	20	90	42	147	90	104	1167

TABLEAU 2
Les températures (en degrés C.) mesurées à la station météorologique de Boulieu (Isère) pendant l'été 1979

1979	moyenne des minimums	écart à la moyenne (1971-1980)	moyenne des maximums	écart à la moyenne	jour le plus chaud	nuit la plus froide
Juin	12,2	+ 1,4	23,4	- 0,5	28	8
Juillet	12,1	- 0,2	26,1	+ 0,6	35	5
Août	11,6	- 0,5	23,5	- 1,4	32,5	5

b) Morphologie ; lithologie.

Cette région est un ensemble de collines calcaires et marno-calcaires du Rauracien et du Séquanien séparées par des vallées glaciaires (dépôts argileux morainiques). Le sol et le sous-sol des vallées est rendu complexe par l'existence de zones alluviales (eau de fonte des glaciers) ; les dépôts sableux et graveleux alluviaux recouvrent très souvent des argiles glaciaires ou provenant de la sédimentation des lacs (des renseignements plus précis concernant la morphologie, la lithologie et la géologie de cette région sont donnés dans les travaux de BRAVARD, 1963 et ceux d'ENAY, 1980 et 1981).

c) Occupation actuelle des sols.

Les plaines et les vallées glaciaires, aux sols profonds et fertiles sont occupées par les cultures et les prairies. Les croupes calcaires (dont certaines sont recouvertes de placages glaciaires) ont été défrichées lorsque la pente le permettait. Actuellement, elles constituent des pâturages ou des terrains de parcours, parfois en voie d'abandon. Sur calcaire massif, ces zones sous-pâturées sont colonisées par le Chêne pubescent, le Prunellier... Sur marnes, on note un envahissement par le Genévrier commun. Les bas-fonds argileux, difficiles à drainer, sont transformés en étangs, entourés d'une frange de groupements aquatiques, hygrophiles et mésohygrophiles.

Les collines les moins accessibles, ou à sols particulièrement ingrats, sont boisées (taillis de Chêne sessile et de Charme). On y trouve la plupart des espèces feuillues du *Quercus-Fagetea* Br.—Bl. et Viegener 37 (le Châtaignier, qui constitue des groupements caractéristiques des sols décarbonatés sur molasses et conglomérats miocènes du Bas-Dauphiné, est absent du territoire d'étude).

Malgré une petite surface, la région de Courtenay-Lancin présente donc une grande variété de milieux.

B — CARACTÉRISTIQUES FAUNISTIQUES

La faune culicidienne a fait l'objet de nombreuses investigations au cours des années 1976, 1977 et 1978, sur l'ensemble du territoire de la commune de Courtenay. Les recherches ont porté principalement sur le stade larvaire, souvent plus facile à détecter, notamment lorsqu'il s'agit d'espèces non mammophiles (*Culiseta morsitans*, *Culiseta fumpennisi*, *Culex territans*, *Culex hortensis*, *Culex pipiens pipiens*).

Les captures sur homme ou à l'aide d'un appât animal, ont permis de compléter cet inventaire (captures d'espèces difficiles à détecter à l'état larvaire, comme *Coquillettia buxtoni* ou d'espèces non représentées à l'état larvaire sur le territoire d'étude). En définitive, c'est un total de 19 espèces que nous avons pu identifier (tableau 3).

Il s'agit, en fait, d'une faune culicidienne très banale, et c'est ce qui confère un très grand intérêt à cette étude : les espèces inventoriées ici sont susceptibles d'être rencontrées partout en France continentale (RAGEAU et al., 1970).

Par rapport à la gamme de Culicidés possible, les espèces ou groupes d'espèces indiqués ci-dessous manquent ou sont mal représentés :

- Les *Aedes ripicoles*, qui ne sont présents ici que sous la forme d'individus adultes, immigrants accidentels (*A. vexans*, *A. sticticus*, *A. cinereus*) ;
- Les *Aedes inféodés* sur eaux franchement acides (*A. punctator*) ;
- Les *Aedes orophiles* (*A. pullatus*, *A. cataphylla*) ;
- Les *Aedes* liés, principalement ou exclusivement, aux régions côtières (*A. caspius*, *A. detritus*) ;
- Les *Aedes* « rares » ou très sporadiques (*A. refiki*, *A. surcoufi*).

TABLEAU 3
La faune culicidienne de Courtenay (Isère)

	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Anopheles maculipennis</i> (MEIGEN, 1804)	+					+		
<i>Anopheles claviger</i> (MEIGNE, 1804)	+					+		
<i>Anopheles plumbeus</i> (STEPHENS, 1828)		+				+		
<i>Culex pipiens</i> (LINNÉ, 1758)	+					+		
<i>Culex hortensis</i> (FICALBI, 1889)	+							+
<i>Culex territans</i> (WALKER, 1856)	+							+
<i>Aedes cinereus</i> (MEIGNE, 1818)					+		+	
<i>Aedes vexans</i> (MEIGEN, 1830)					+		+	
<i>Aedes geniculatus</i> (OLIVER, 1791)	+					+		
<i>Aedes cantans</i> (MEIGEN, 1818)	+					+		
<i>Aedes annulipes</i> (MEIGEN, 1830)	+					+		
<i>Aedes surcoufi</i> (THEOBALD, 1912)				+				
<i>Aedes sticticus</i> (MEIGEN, 1838)					+		+	
<i>Aedes rusticus</i> (ROSSI, 1790)	+					+		
<i>Coquillettia buxtoni</i> (EDWARDS, 1923)			+			+		
<i>Coquillettia richardi</i> (FICALBI, 1889)		+				+		
<i>Culiseta annulata</i> (SCHRANK, 1776)	+					+		
<i>Culiseta morsitans</i> (THEOBALD, 1901)	+							+
<i>Culiseta fumpennisi</i> (STEPHENS, 1825)				+				+

1 — Biotopes larvaires nombreux ; 2 — Biotopes larvaires présents, mais non recensés exhaustivement ; 3 — Biotopes larvaires non connus (non recherchés systématiquement) ; 4 — Biotopes larvaires peu nombreux ; 5 — Biotopes larvaires absents ; 6 — Adultes nombreux ; 7 — Adultes peu nombreux ; 8 — Adultes non étudiés.

II — BUT DE L'ÉTUDE ET MÉTHODE

Nous avons essayé de situer clairement dans l'espace, en été et en début d'automne, époque où la myxomatose sévit intensément, les femelles de Culicides susceptibles de jouer un rôle dans la transmission de cette maladie (espèces mammophiles). Nous nous sommes plus particulièrement intéressés dans cette étude aux espèces exophiles, qui exercent leur activité trophique en plein air et nous avons essayé de les cartographier alors qu'elles sont à même d'exercer cette activité (présence dans un biotope donné, maturité physiologique...).

Pour ce faire, nous avons procédé à un échantillonnage aussi intense que possible et dans des conditions homogènes, dans le cadre d'un découpage de l'espace en un certain nombre d'unités écologiques, considérées, sur la base d'investigations préliminaires, comme susceptibles d'être inégalement favorables à la présence et à l'activité des Culicides.

Les étapes de la recherche ont été les suivantes :

— Découpage de l'espace grâce à la mise en oeuvre d'indicateurs : l'indicateur retenu est l'indicateur végétal ; les différents groupements végétaux choisis ont été sélectionnés sur la base de critères phytosociologiques ou physionomiques

— Échantillonnage au hasard dans chacune des zones présumées de potentialités différentes, ainsi délimitées par l'analyse écologique. À cette fin, nous avons généralisé l'emploi d'un piège mis en oeuvre antérieurement par PIERMONT (1976) : il s'agit d'un lapin-sentinel enfoncé dans un dispositif susceptible de permettre l'accès des moustiques auprès du lapin, mais empêchant leur sortie après le repas sanguin.

— Emploi de tests statistiques permettant de comparer les résultats obtenus dans les diverses entités distinguées par l'analyse biologique.

III — LE DÉCOUPAGE DE L'ESPACE

L'échelle choisie (1/10 000) nous a obligé à un découpage approfondi et nous nous sommes attachés à une caractérisation poussée des formations végétales rencontrées.

Le paysage est le résultat de l'intrication de trois grands groupes de milieux : milieux anthropisés, dépressions humides, formations boisées. Si, pour les espaces boisés et les dépressions humides, la distinction des différents milieux repose essentiellement sur l'analyse floristique, ce critère ne peut pas servir à la définition des milieux fortement anthropisés : leur description sera essentiellement d'ordre physionomique

Nous donnerons ci-dessous une description précise des entités ainsi distinguées par l'analyse écologique (aspects phytosociologiques, aspects physionomiques, voire aspects faunistiques...) et essaierons de préciser (sur la base des données de la littérature et d'observations préliminaires, sur le territoire d'étude), l'impact possible sur les Culicides des différentes composantes des milieux distingués.

A — LES MILIEUX ANTHROPOSÉS

L'espace bâti : il est constitué d'habitations anciennes (coeur du hameau et fermes isolées) ou récentes (périphérie du hameau). On trouve également des dépendances agricoles qui abritent de nombreux bovins. Ce type de milieu se caractérise par sa totale artificialisation, l'aspect protecteur qu'exercent les éléments du bâti et la densité des hôtes

Il se révèle en fait très attractif pour les imagoes femelles de nombreuses espèces : *An. maculipennis messeae*, *An. claviger*, *C. pipiens*, *Cu. annulata*, notamment. Cependant, dans le secteur d'étude, ces différentes espèces se caractérisent par un comportement endophile (elles ne sont rencontrées, souvent en grand nombre, qu'à l'intérieur des habitations et surtout dans des locaux d'élevage).

En revanche, la présence de femelles de Culicides piquant en plein air, à l'intérieur des hameaux n'avait jamais été constatée, contrairement à ce qui a été signalé par d'autres auteurs : ainsi RABOUD (1979) évoque l'envasement d'un village du Valais (Suisse) par diverses espèces piquant en plein air. (*A. vexans* étant de loin l'espèce la mieux représentée — près de 95 % des captures (1) — mais aux côtés d'espèces diverses : *Cq. richardii*, principalement, mais également *An. maculipennis messeae*, *An. claviger*, *Cu. alaskaensis*, *A. cataphylla*).

Pour tester une telle éventualité, nous avons disposé des pièges dans la cour des habitations

Les pâturages : ils sont concentrés, pour la plupart, autour des bâtiments d'exploitation. Le bétail (bovins destinés à la production laitière) y séjournera une grande partie de la journée et de nuit pendant la belle saison (début mai-fin novembre). L'attractivité de tels milieux pour les Culicides femelles peut résulter de deux facteurs : la présence d'arbres, soit isolés (Chênes, Noyers), soit en bosquets (Charme) — on sait, d'après HENKEL (1936) que les formations arbrustives et arborées attirent les moustiques qui les utilisent comme itinéraires de vol —, l'existence d'hôtes sédentaires : ROMAN (1952) a pu vérifier qu'*A. cantans* était susceptible de se gorger en plein air sur le bétail.

Les pièges sont installés à proximité des bosquets de Charme qui servent d'aires de repos pour le bétail.

Les cultures : comme dans toutes les régions de polyculture-élevage, on rencontre, selon l'humidité du sol et le rythme de rotation des cultures : le maïs, le colza, l'orge, l'escourgeon, le seigle, l'avoine, les prairies de fauche, les prairies artificielles, les pommes de terre, les vergers...

Deux types de zones, ne présentant pas a priori les mêmes potentialités pour les moustiques, ont été distinguées :

— une zone d'openfield (parcelles de grande superficie sans clôture, ou encloses par des fils de fer), qui se caractérise par l'absence d'arbres et d'arbrustes :

— une zone de bocage (parcelles de superficie moindre, séparées par des haies ou des bosquets d'arbrustes divers : *Rosa canina*, *Rubus fruticosus*, *Prunus spinosa*, *Ulmus minor*, *Crataegus oxyacantha*, *Acer campestre*, *Juglans regia*, *Fraxinus excelsior*, *Quercus petraea*...)

1. Cette espèce, d'après RABOUD, est susceptible de choisir comme gîtes de repos des formations arbrustives anthropisées, telles que les haies de thuyas.

Les lambeaux de végétation naturelle sont susceptibles de constituer des lieux de passage ou même de repos pour les espèces culicidiennes. Ils constituent un écran pour le vent. De plus, certains des arbres du bocage (le Frêne, en particulier) recèlent des gîtes à moustiques arboricoles (*A. geniculatus*).

Cependant le bocage tel qu'il existe dans la région de Courtenay-Lancin est loin d'offrir aux Culicidés des conditions de protection idéales (haies peu denses, le plus souvent, non jointives, du fait des remembrements). D'autre part, les arbres et les arbustes qui le constituent ne recèlent — en première analyse — que peu de biotopes favorables aux moustiques arboricoles.

B — LES FORMATIONS HYGROPHILES

Elles sont variées et présentes surtout en bordure des étangs, où elles constituent une frange généralement mince (entretien des bordures). Elles se sont révélées, de ce fait, difficiles à échantillonner. Seules les formations homogènes suffisamment étendues ont été retenues ; ce sont :

— Les landes hygrophiles à *Rhamnus frangula* et *Cladium mariscus* : elles caractérisent des sols tourbeux temporairement inondés ; elles n'occupent des surfaces importantes qu'aux environs de l'Étang de la Serre. Leur cortège floristique est composé de diverses caractéristiques des *Phragmitetalia* Tx et Prsg 1942, *Caricetalia* s.l. et *Ainetalia glutinosa* Tx. 1937. KOCH 1926.

Ces landes recèlent un certain nombre de gîtes favorables au développement larvaire de certaines espèces de Culicidés (*A. claviger*, *cantans*) mais ces gîtes sont en général peu productifs.

— Les Aunaies à *Alnus glutinosa* : Ce sont des groupements peu étendus, en général, et colonisant les bas-fonds recouverts de substrats imperméables. Le plus souvent, ils sont représentés par l'*Alnetum glutinosae* Tx. 1937 ; en certains endroits, l'eau peut stagner toute l'année : la composition floristique est alors celle du *Caricetum elatae* W. Koch 1926 (Touradons de *Carex elata*, *Iris pseudocorus*...).

Dans les secteurs mieux drainés, inondés temporairement, on note un enrichissement en espèces mésophiles (*Fraxinus excelsior*, *Corylus avellana*, *Lonicera xylosteum*...) de l'*Ainetopadion* Knapp 1942. Les petites mares, très fréquentes et particulièrement chargées en matières organiques, sont très favorables à diverses espèces de moustiques (densité larvaire élevée) : au printemps, il s'agit principalement d'*A. cantans*, *A. annulipes* et *Cu. morsitans*, en automne de *Cu. morsitans*.

Les Aunaies à Aune glutineux peuvent également constituer d'excellents gîtes de repos pour certaines espèces de Culicidés ; selon RABOUD (op. cit.), ce sont de telles Aunaies, avec strate herbacée riches en ronces, qui constituent les gîtes de repos les plus favorables à *A. vexans* dans le secteur étudié par l'auteur. Les données de la littérature ne permettent pas de savoir s'il en est de même pour d'autres espèces.

— Les forêts riveraines des mares et des étangs : sur les sols bien drainés et non inondables qui surplombent les plans d'eau, on trouve des Chênaies à Charme (*Carpinus betuli* Oberd. 53) qui n'offrent rien de particulier du point de vue floristique. Nous les avons cependant considérées à part : l'observation permet en effet de constater que de telles zones sont soumises à des conditions hygrométriques particulières

(fréquence des brouillards et brumes nocturnes dès le mois de juillet, couvert dense de la strate arborescente), sans influence notable sur la composition floristique.

C — LES FORMATIONS MÉSOPHILES

Ce sont des groupements forestiers, rattachés à la série de la Chênaie à Charme. Cette série est fréquente à l'étage collinéen sur les moraines calcaires. Elle requiert un sol profond de type mull forestier. Selon beaucoup d'auteurs (DABROWSKA-PROT, 1961 ; SERVICE, 1971 ; RABOUD, 1979), les formations forestières mésophiles se révèlent en général très attractives pour de nombreuses espèces de Culicidés, qui y trouvent à la fois les sites susceptibles de servir de biotopes de repos et les microclimats propices à leur activité. Cependant (DABROWSKA-PROT, op. cit.), les diverses formations forestières se révèlent très inégalement favorables (selon le taux d'hygrométrie entretenue par les frondaisons, l'existence ou non d'une végétation de sous-bois propice au repos des Culicidés). C'est la raison pour laquelle nous nous sommes attachés à individualiser au maximum les diverses entités forestières susceptibles de présenter vis-à-vis des Culicidés des types d'attractivité différents.

Les distinctions que nous avons établies reposent sur une description de type physionomique complétée par une analyse floristique. Les différentes entités que nous avons retenues résultent de l'interaction de facteurs écologiques divers (exposition, nature du substrat) et de l'action de l'homme (coupes, plantations) et des animaux (passage, broutage).

Notre découpage repose d'abord sur des bases physionomiques ; en effet, des critères tels que tallis et espacement des arbres, présence ou non de sous-bois (arbustes et plantes herbacées) peuvent être, a priori, considérés comme susceptibles d'expliquer la localisation des Culicidés (genèse de biotopes de repos, facilitation ou gêne apportée aux déplacements, localisation des hôtes...). Dans le cas des moustiques arboricoles, qui prennent naissance dans les creux d'arbres, le mode de traitement, l'âge des arbres, influent directement sur le nombre de biotopes susceptibles de permettre le développement larvaire.

Cependant, l'analyse floristique nous a paru un complément indispensable pour individualiser certains types de formations : certaines plantes peuvent être indicatrices de conditions écologiques particulières (la présence du Hêtre est, par exemple, indicatrice d'un microclimat plus frais).

Notre analyse nous a ainsi amené à distinguer six unités différentes, se rattachant toutes à la série de la Chênaie à Charme. Nous précisons également les caractéristiques d'une septième unité forestière : les reboisements d'essences diverses.

Ces diverses unités présentent des caractéristiques communes : le substrat sur lequel elles se développent ne permet en général pas à l'eau de stagner suffisamment longtemps pour assurer le développement d'un cycle larvaire d'*Aedes* (en particulier, rares sont les biotopes favorables au développement d'*A. cantans*), et, dans ces conditions, seules peuvent y prospérer les espèces arboricoles. D'autre part (à l'exception des reboisements), elles sont, dans leur ensemble, très favorables à l'installation d'abondantes populations de Lapons de garenne, qui peuvent servir d'hôtes aux Culicidés.

Le diverses unités distinguées sont les suivantes :

— **Le taillis âgé de Charmes sous jeune futaie de Chênes** (*Quercus petraea*) : c'est la formation boisée la mieux représentée. On peut penser a priori que l'importante strate arbustive (*Viburnum lantana*, *Corylus avellana*, *Crataegus monogyna*, *Ligustrum vulgare*) et que la richesse de la strate herbacée (*Deschampsia flexuosa*, *Primula elatior*, *Phyteuma spicatum*, *Glechoma hederaceum*, *Polygonatum officinalis*, *Hedera helix*...) jouent un rôle important pour focaliser les Culicides (biotopes de repos).

— **Le taillis âgé de Charmes sous futaies de Chênes plus âgés** (Chênaie à Charme à tapis monospécifique de *Hedera helix*) : les Chênes sont de très grands arbres. La strate herbacée est pratiquement inexistante, à l'exception de quelques touffes de *Brachypodium sylvaticum* et d'un tapis discontinu de herbe. Cette formation ne recouvre pas de grandes surfaces.

— **Le jeune taillis de Charmes** (groupement dense) : cette formation est caractéristique de la Chênaie à Charme coupée depuis 10-15 ans, où le Charme rejette très bien. Outre le Charme, d'autres espèces arbustives participent à la densification du taillis : *Crataegus monogyna*, *Crataegus oxyacantha*, *Ligustrum vulgare*, *Cornus sanguinea*, *Viburnum lantana*, *Prunus spinosa*, *Prunus mahaleb*, *Rosa canina*, *Rubus* sp.

Cette formation est peu représentée.

— **Le taillis de Charmes sous futaie de Chênes et de Hêtres** la descente du Hêtre dans la Charmaie traduit, dans les collines de l'île de Crémieu, comme dans tout le Jura méridional des conditions microclimatiques particulières dues principalement à l'exposition. Ce microclimat est également mis en évidence par la présence, dans la strate herbacée de *Mercurialis perennis* et dans la strate arbustive de *Ribes alpinum*, *Acer pseudoplatanus*, *Acer platanoides*, absents ou moins fréquents dans les autres groupements.

Les groupements forestiers que nous venons d'énumérer diffèrent surtout par leur aspect physiognomique et appartiennent au *Carpinion betuli* Oberd. 1953 ; on retrouve dans leur cortège floristique les principales caractéristiques du *Querceto-Carpinetum* s.l.

— **La chénaie à Chêne sessile** : elle existe principalement sur les sommets des collines ; le Charme disparaît brusquement, laissant la place au Chêne sessile. Cet arbre est très clairsemé et constitue de groupements sommitaux ouverts formés d'espèces acidophiles (sols décarbonatés) : *Calluna vulgaris*, *Pteridium aquilinum*, *Teucrium scorodonia*, *Genista tinctoria*, *Genista germanica*, *Deschampsia flexuosa*, *Juniperus communis*... et autres. caractéristiques du *Calluno-Genistetum* Quantin 35. Ces espèces voisinent avec des calciphiles caractéristiques du *Festuco-Brometum* Br.-Bl. et Tx. 1943 : *Thymus serpyllum*, *Anthriscum vulgare*, *Eryngium campestre*, *Centaurea erythraea*.

— **La lande à Genévrier** : sur marnes et marno-calcaires, les sols plus ou moins lessivés des pentes sous-pâturées sont envahies par *Juniperus communis* qu'accompagnent, dans certains cas, d'autres espèces comme *Crataegus monogyna*, *Prunus spinosa*, *Rosa canina*, *Viburnum lantana*, *Anthriscum ramosum*... fréquentes dans le *Berberidion* Br.-Bl. 1947.

— **Les reboisements de résineux** (*Pinus sylvestris*, *Pinus laricio*, *Pinus nigra* et *Abies alba*) ne sont pas très étendus. La

strate herbacée est pratiquement nulle.

En définitive, le paysage étudié peut être divisé en 14 unités différentes qui sont individualisées sur une carte (Fig. 2). C'est dans ce cadre qu'est effectué l'échantillonnage, suivant les principes que nous allons exposer.



Fig. 1 La « grille d'échantillonnage » (Distribution des prélèvements effectués au hasard dans le cadre d'un découpage a priori de l'espace)

IV — L'ÉCHANTILLONNAGE

Le paysage étudié est très mosaïqué, et l'on doit effectuer un quadrillage très serré si l'on veut obtenir un nombre suffisant de carrés « entiers », présentant l'homogénéité écologique requise. Cependant, augmenter de façon trop importante le nombre de carrés revient à diminuer la proportion des carrés échantillonnés, donc le nombre est limité par les possibilités matérielles. Finalement, nous avons opté pour des carrés de 100 mètres de côté ; 45 carrés sur 500 ont été échantillonnés, soit 1/11.

L'échantillonnage est effectué à l'aide du piège à appât-lapin précédemment décrit (cf. supra). Bien que la méthode soit simple, le synchronisme des opérations de pose de pièges et de collecte des captures, dans des secteurs souvent éloignés les uns des autres et d'accès difficile, rend nécessaire une abondante main-d'oeuvre.

Dans chacune des unités retenues, on place six pièges, disposés deux par deux (un lapin mâle, un lapin femelle, de même couleur, de même âge, préalablement vaccinés contre la myxomatose), dans trois carrés tirés au hasard (fig. 1). Les pièges sont laissés en place pendant 24 heures et les moustiques collectés toutes les trois heures. Cet échantillonnage a été répété à trois reprises pendant l'été 1979 (10-11 juillet 1979, 13-14 août 1979, 5-6 septembre 1979).

Cette méthodologie nous a semblé préférable à celle qui consiste à quadriller toute la surface et à effectuer un tirage au sort indépendant des entités écologiques rencontrées. Dans le cadre du découpage de l'espace tel que nous l'avons effectué, certains unités écologiques n'occupent en effet qu'une surface minime ; on ne peut prendre le risque de ne pas tenir compte de ces petits ensembles qui constituent souvent des biotopes favorables aux moustiques et dont la valeur épidémiologique risque d'être grande. La méthode employée permet également d'effectuer plus rapidement les comparaisons entre les résultats obtenus dans les diverses unités écologiques, du fait que chacune est échantillonnée avec le même nombre de pièges.

V — RÉSULTATS D'ENSEMBLE : ESPÈCES RECENSÉES ; ÉVOLUTION DES PEUPELEMENTS DANS LES UNITÉS ÉCOLOGIQUES DISTINGUÉES

A — LES ESPÈCES RECENSÉES

Il existe parfois une discordance entre les résultats obtenus lors de cet échantillonnage à visée cartographique et ceux qui avaient été obtenus, préalablement, lors des collectes larvaires. Cette discordance peut être qualitative ou quantitative :

— *Espèces présentées sous forme adulte et absentes à l'état larvaire.* Il s'agit d'espèces à grande amplitude de vol (*A. vexans*, *A. sticticus*) dont les biotopes larvaires ne se trouvent pas sur le territoire d'étude.

— *Espèces présentes à l'état larvaire et non collectées à l'état adulte.* Ce sont les espèces non mammophiles ou qui ne le sont que faiblement : espèces batracophiles (*C. hortensis*) ou ornithophiles (*C. pipiens*, *Cu. morsitans*). Ces espèces ne sont pas attirées par l'appât animal utilisé (lapin), qui sélectionne les espèces mammophiles, les seules concernées par cette étude.

— *Espèces à présence larvaire massive et faiblement représentées lors de l'échantillonnage.* Trois cas peuvent se rencontrer : il peut s'agir soit d'espèces faiblement exophiles (ex : *Cu. annulata*), soit d'espèces à activité plus vernal qu'estivale (cas d'*A. rusticus*), ou encore d'espèces à activité verno-estivale, mais dont les rythmes d'activité (en rapport avec la durée de vie de chaque génération) sont mal connus dans le détail : c'est le cas d'*An. claviger*. Les sondages préalables à l'étude (appât humain) avaient montré l'abondance de cette espèce en été, en particulier en milieu forestier ; cependant, l'échantillonnage n'a permis de collecter qu'un petit nombre d'individus. Peut-être l'attractivité du lapin est-elle également en cause ?

B — ÉVOLUTION DES PEUPELEMENTS (Tableau 4)

On constate, en règle générale, une diminution du nombre de femelles capturées du mois de juillet au mois de septembre. C'est notamment le cas des *Aedes*, dont certaines espèces (*A. rusticus*, *A. cantans*), souvent qualifiées de « printanières », manifestent encore leur activité en début d'été, mais également celui des *Coquillettidia* qui, pendant l'année étudiée et sur le territoire exploré, piquent plus particulièrement pendant la première partie de l'été. Un plus petit nombre d'espèces (dont *A. vexans*, espèce qualifiée d'« estivale ») se manifeste plus particulièrement en fin d'été, et, même (*An. plumbeus*), en début d'automne.

Selon le type de milieu auquel on a affaire, la courbe des

sées mésophiles, les plus riches en moustiques, on observe une forte diminution du nombre de femelles capturées, dès le mois de juillet, puis une quasi-disparition à la fin de l'été. En revanche, on constate, au mois d'août, un nouvel apport dans les zones humides et les zones anthropiques, qui est le fait d'*An. claviger*, *Cq. richiardii*, *Cq. buxtoni* et *A. vexans*. Ces espèces paraissent en effet moins exigeantes que les autres vis-à-vis des conditions du milieu.

C'est *A. cantans* (2) qui est l'espèce la mieux représentée au mois de juillet : cette espèce représente à elle seule, à cette époque, 38 % du total des captures ; ce pourcentage est à peu près le même dans toutes les formations favorables aux moustiques. Lorsque la formation est peu favorable, cette espèce représente encore la moitié de la faune culicidienne capturée. Parfois, elle en est le seul représentant. *A. rusticus*, beaucoup moins abondant à cette époque, manque souvent, même en forêt. Cet *Aedes* n'apparaît jamais dans les formations ouvertes.

A. geniculatus est (après, *A. cantans*) l'espèce la mieux représentée dans la majorité des unités écologiques. Nous ne l'avons cependant pas décelée dans les formations anthropiques. *Cq. richiardii* intervient dans le peuplement culicidien de façon non négligeable, chaque fois qu'il s'agit d'une formation forestière. Cette préférence de l'espèce pour les formations boisées n'avait, semble-t-il, jamais été montrée en France (cf. MOUSSEIGT, 1980). Cependant, on peut trouver des individus isolés dans des milieux fortement anthropisés. En revanche, *Cq. buxtoni* ne se manifeste qu'en forêt.

Les femelles d'*Anopheles* (*An. claviger*, *An. plumbeus*) sont cantonnées dans les formations boisées pendant le mois de juillet. Le grand nombre d'*An. plumbeus* dans l'Aunais, qui ne recèle pas de biotopes larvaires, est, vraisemblablement, en relation avec un biotope artificiel proche, particulièrement productif. Plusieurs arguments sont en faveur de cette hypothèse, qui n'a cependant pas pu être vérifiée. Ainsi, les nombreuses prospections organisées pour détecter les biotopes larvaires classiques des espèces arboricoles (trous d'arbres) n'ont le plus souvent permis de déceler qu'une seule espèce : *A. geniculatus* (biotopes abondants et largement distribués sur le territoire d'étude) ; le seul biotope arboricole à *An. plumbeus* détecté (trou à la base d'un Chêne) n'hébergeait qu'un petit

2 En fait, il s'agit d'un mélange, en proportions diverses, des deux espèces du groupe «cantans», peu différenciables à l'état d'imago femelle : *A. cantans* et *A. annalis*. Elles existent toutes deux à Courtenay (diagnose de mâles), souvent dans les mêmes biotopes.

nombre de larves. Autrement productifs apparaissent, dans la région Rhône-Alpes, et sur le secteur étudié, les biotopes anthropogènes : fosses à purin dilué, W.C. désaffectés. Il faut noter que l'unique Aunaie où l'activité massive d'*An. plumbeus* a été constatée est mitoyenne du hameau de Lancin et qu'un biotope anthropogène du type décrit plus haut (W.C. désaffecté) a été découvert dans un autre hameau de la commune.

VI — LES FEMELLES DE CULICIDES EXOPHILES ET MAMMOPHILES PENDANT LE MOIS DE JUILLET : ESSAI CARTOGRAPHIQUE

A — LE PEUPLEMENT DES DIFFÉRENTS MILIEUX PENDANT LE MOIS DE JUILLET : COMMENTAIRES ÉCOLOGIQUES

Nous n'analyserons en détail que les captures effectuées pendant le mois de juillet, qui sont les seules suffisamment abondantes pour se prêter à une interprétation statistique.

a) Les femelles de Culicidés ne se distribuent pas de manière homogène dans les différentes formations végétales rencontrées. On pourrait penser que cette inégalité de répartition provient de la plus ou moins grande proximité des biotopes larvaires. Les faits observés montrent qu'il n'en est rien (3) : les formations végétales qui recèlent des populations abondantes sont « attractives », quelle que soit leur distance par rapport aux biotopes larvaires ; en revanche, les formations « non attractives » n'en hébergent pas, même si elles sont situées à proximité immédiate des gîtes larvaires. En revanche, les biotopes favorables au développement de ces espèces sont pratiquement inexistantes à l'intérieur des Chênaies à Charme de Courtenay, implantées sur sable ou sur gravier : l'eau n'y séjournera pas suffisamment longtemps.

Les différents types de Chênaie à Charme distingués ne recèlent ni les mêmes effectifs de moustiques, ni le même peuplement. La formation qui recèle le plus de moustiques est la Chênaie à Charme avec présence de *Fagus sylvatica*. L'attractivité de ce type de formation est d'autant plus nette qu'elle concerne toutes les espèces : le peuplement y est équilibré. Le microclimat qui y règne, légèrement plus frais que dans les autres types de Chênaie à Charme, traduit par la présence du Hêtre, est peut-être à mettre en cause. Notons qu'en 1980 ces résultats n'ont pu être vérifiés : les populations de moustiques ont accusé une baisse brutale par rapport à l'année précédente, à mettre en rapport avec des coupes massives, qui ont transformé complètement le biotope.

Les Chênaies à Charme à tapis monospécifique de lierre sont également très favorables. L'absence totale de végétation arbustive n'est pas semble-t-il, un obstacle pour les moustiques qui trouvent d'autres biotopes de repos (4). Le peuple-

ment y est cependant moins équilibré : *A. genculatus* prédomine du fait du grand nombre de biotopes existant (ancienneté des arbres). Les autres types de Chênaie à Charme sont équivalents. Cela paraît montrer que le facteur « présence ou absence de strate arbustive et de strate herbacée » (éventuellement susceptible d'intervenir dans la genèse des biotopes de repos (4) ne joue pas de rôle effectif. Il en est de même de la densité des arbres, qui ne paraît pas représenter un obstacle réel aux déplacements.

On observe, après l'émergence, un vol de dispersion. Ce vol, qui pour les *Aedes* du groupe *cantans*, s'est produit, en 1979, pendant le mois de mai, a pour effet d'aboutir à une totale redistribution des Culicidés femelles. On peut ainsi, entre le début et la fin de ce mois, constater l'invasivité de tel bois qui se trouve à plus de 500 mètres des biotopes larvaires les plus proches. Par la suite, de nombreux brassages de populations interviendront en fonction des va-et-vient entre les biotopes « trophiques » et les biotopes de ponte, en relation avec les facteurs souvent mal connus (action des vents, tropismes en rapport avec les hôtes disponibles...), mais les formations favorables constitueront toujours un pôle d'attraction, quelle que soit l'époque.

b) Ce sont les formations boisées et les landes qui hébergent les populations les plus nombreuses. Ainsi, toutes les espèces bien représentées sur le territoire d'étude se comportent comme des espèces forestières. Le fait était déjà connu pour *A. cantans* et *A. genculatus*. Ce comportement est à souligner lorsqu'il s'agit de *Cq. richiardi* et *Cq. buxtoni*.

Ce résultat peut s'expliquer par l'absence, ou la faible représentation, d'espèces qui paraissent moins sensibles aux conditions défavorables du milieu *A. vexans*, notamment. Dans nos collectes, les quelques individus récoltés ont été collectés aussi bien en milieu ouvert que dans les formations boisées. PLATT *et al.* (1958) ont en effet constaté que cette espèce se manifeste aussi bien dans les formations prairiales que dans les forêts.

SERVICE (1971) a montré déjà que les formations boisées sont particulièrement attractives pour nombre d'espèces de moustiques (dont *A. cantans* et *Cq. richiardi*), dans la mesure où ces espèces sont susceptibles d'y trouver de nombreux biotopes de repos.

Néanmoins, dans notre étude, toutes les formations boisées ne se sont pas montrées équivalentes. De façon générale, les formations boisées naturelles apparaissent nettement plus favorables que les reboisements (populations plus abondantes ; plus grande diversité d'espèces). Ce sont les formations boisées mésophiles qui recèlent le plus grand nombre de moustiques et la gamme la plus riche. Les Chênaies à Charme, quel qu'en soit le type, hébergent la plupart des espèces identifiées à Courtenay. Les Culicidés qu'on y rencontre diffèrent par leur biologie, la nature et la répartition de leurs biotopes larvaires. Deux espèces seulement sont susceptibles de se développer sur place (moustiques arboricoles : *A. genculatus* et, parfois, *An. plumbeus*). Les autres espèces ont des origines diverses : Aunaies, Saussaies, Phragmitaies à *Carex* pour *A. cantans* et *A. rusticus* ; Typhaies, et, peut-être Phragmitaies, pour *Cq. richiardi* et *Cq. buxtoni* ; biotopes très divers pour *An. claviger* (eaux claires et renouvelées, Phragmitaies...)

La précellence des Chênaies à Charme sur tous les autres types de formations est en rapport avec un certain nombre de facteurs écologiques qu'il importe de préciser. Les types de

¹ Une étude approfondie des biotopes larvaires (cartographie semi-quantitative, pratique « au sec de Courtenay » (G.L. O'Neil, non publié) permet de situer avec précision les « aires » « vulgaires » et d'avoir une idée quantitative des populations qui y prennent naissance.

⁴ La nature de ces biotopes de repos reste toutefois à découvrir. La majorité des moustiques capturés dans les formations forestières par SERVICE (1971) ont été collectés sur diverses graminées (*Molinia caerulea*, *Agrostis setacea*...) ou diverses plantes basses à tige plus robuste (*Beta aquifolium*, *Betula cuneata*, *Betula serrata*...).

TABLEAU 5
Fluctuations climatologiques nycthémérales dans cinq types de milieux (13-14 août 1978)

Formations végétales	TEMPÉRATURE				HYGROMÉTRIE			
	Mini	Maxi	Amplitude	Moyenne	Mini	Maxi	Amplitude	Moyenne
Taillis sous futaie âgée (<i>Carpinus betulus</i>) : Chênaie à Charme	16°	25°	9°	21°2	55 %	97 %	42 %	70,8 %
Taillis sous futaie jeune (<i>Carpinus betulus</i>) : Chênaie à Charme	17°	27°	10°	22°2	62 %	97 %	35 %	74,6 %
Landes à <i>Juniperus communis</i>	17°	29°	12°	23°2	55 %	95 %	40 %	69,5 %
Landes hygrophiles (<i>Populus nigra</i>)	16°	30°	16°	23°4	47 %	100 %	62 %	75,8 %
Cultures de maïs	17°	40°	23°	25°	38 %	100 %	62 %	72,6 %

Chênaies à Charme qui recèlent le plus de moustiques sont ceux qui se caractérisent par un couvert suffisamment recouvrant pour interdire un rayonnement trop important au voisinage du sol. Ces constatations vont dans le sens de celles effectuées par SERVICE (op. cit.) sur les biotopes de repos choisis par *A. cantans*, *A. geniculatus* et *An. plumbeus*, qui affectionnent l'ombre due à un couvert très dense. NIELSEN et GREVE (1950), de leur côté, ont insisté sur le déterminisme de déplacement d'*A. cantans* en milieu ouvert : cette espèce progresse de place en place au cours de la journée au fur et à mesure que les ombres se déplacent.

D'autres facteurs sont certainement en cause. Ainsi, ces formations constituent un écran remarquable vis-à-vis du vent. Il ne semble pas en être de même dans d'autres types de formations forestières, comme les plantations de Pins (l'orientation des branches de Pins est susceptible de provoquer des turbulences, ce qui n'est pas le cas avec les Chênes ou les Charmes dont le «toupet» est largement recouvrant), et, naturellement, dans les milieux plus ouverts (landes, cultures).

L'incidence des facteurs thermiques et hygrométriques peut être également, déterminante. De façon générale, les Chênaies induisent des microclimats plus tamponnés que les landes ou les formations ouvertes. Ce fait est facilement mis en évidence si l'on compare les variations climatologiques (température et hygrométrie) qui affectent différents milieux depuis des milieux forestiers typiques jusqu'à des milieux très ouverts (cultures) au cours du nyctémère (tableau 5).

Enfin, la précellence des Chênaies à Charme par rapport à tout autre type de formation, peut être liée à d'autres facteurs, parfois plus difficiles à mettre en évidence, certains d'ordre physico-chimique (émission de substances diverses par l'humus et la végétation ?), d'autres biotiques (densité d'hôtes élevée).

c) Les formations hygrophiles ne paraissent pas très favorables dans l'ensemble : ainsi, l'humidité créée par le voisinage de l'eau (Chênaies à Charme de bordure d'étang) est loin d'être un facteur attractif (5). De même, les landes hygrophiles se sont révélées très pauvres en moustiques adultes. Les résultats obtenus dans les Aunaies, formations nettement plus favorables, suscitent les commentaires suivants : si l'on considère le nombre absolu des individus capturés, ce sont les formations qui recèlent le plus grand nombre de moustiques. Cependant, la faune culicidienne est très déséquilibrée. Une espèce est nettement majoritaire : *An. plumbeus*. Toutefois, la présence massive de cette espèce n'a été constatée que dans une seule Aunaie. On peut donc penser que cette formation est particulièrement favorable à l'activité trophique de cet Anophèle ; mais la présence de l'espèce dans le bois où nous l'avons récoltée nous paraît résulter d'un «effet de voisinage» (biotope anthropogène voisin).

En revanche, beaucoup d'espèces sont très mal représentées dans ce type de formation (*A. geniculatus* ; *Cq. richiardi*) ou même absentes (*Cq. buxtoni*). *Aedes cantans* présente des populations plus abondantes, mais l'espèce n'est pas mieux représentée dans les Aunaies, qui recèlent des biotopes larvaires étendus et de forte densité, que dans les Chênaies à Charme qui en recèlent peu.

En définitive, l'Aunaie ne paraît pas représenter une formation particulièrement attractive pour la plupart des adultes de Culicides, loin de là. Les espèces qui prennent naissance ailleurs (*A. geniculatus*) n'y sont pas particulièrement attirées. Celles qui se développent sur place (*A. cantans*, *A. rusticus*) émigrent, pour une grande part, ailleurs.

5 Les Saussaies à Soler cinerée n'ont pas été échantillonnées

L'explication de cet état de fait est difficile à trouver. Peut-être faut-il évoquer ici l'incidence des variations du degré hygrométrique de l'air vis-à-vis desquelles les différentes espèces de Culicidés paraissent avoir une marge de tolérance différentes (CLEMENTS, 1963). *An. plumbeus* présenterait, vis-à-vis des fortes valeurs d'humidité, une tolérance plus forte que celle des autres espèces testées. Des enregistrements synchrones effectués dans une Aunaie et dans une Chênaie à Charme paraissent en effet montrer que les pourcentages d'humidité relative sont un peu plus bas dans les Chênaies à Charme (36 à 98 %) que dans les Aunaies (42 à 100 %) (6).

d) Les landes xérophiles à Genévrier : nous avons constaté une activité culicidienne non négligeable dans ce type de formation a priori peu favorable. L'attractivité de ce milieu est manifeste, car aucune des espèces qui y ont été capturées n'y a ses biotopes larvaires.

Il faut noter que l'activité culicidienne y est exclusivement crépusculaire et nocturne. Cette observation rejoint celle de SERVICE, qui décèle une certaine activité des femelles d'*A. cantans* et *Cq. richiardii* dans les milieux ouverts, a priori défavorables pour ces espèces, mais cette activité ne se manifeste que la nuit.

Peut-être la présence d'hôtes nombreux (lapins...) est-elle également un facteur attractif ? D'autres types de landes (landes hygrophiles) qui se sont révélées moins attractives pour les moustiques présentent une densité d'hôtes beaucoup plus faible (absence de lapins).

e) Les cultures et les milieux anthropisés : ces différents milieux ne sont pas très favorables aux Culicidés inventoriés. Cependant, une certaine activité d'*Aedes cantans* peut être notée dans les prairies pâturées (effet attractif des bovins ?). Rappelons que dans les secteurs de culture, les conditions climatologiques paraissent peu favorables, en raison du caractère ouvert des milieux : les variations de température et d'humidité y sont beaucoup plus fortes que dans les milieux forestiers, beaucoup plus tamponnés.

A l'exception de *Cq. richiardii* et d'*A. vexans*, nous n'avons décelé aucune autre espèce dans les milieux fortement anthropisés, et notamment autour de l'habitat humain. Notons qu'il s'agit de deux espèces que nous avons eu l'occasion de collecter dans les clapiers, quoique à de rares occasions.

A — LA TRANSCRIPTION CARTOGRAPHIQUE DES RÉSULTATS : COMMENTAIRES ÉPIDÉMOLOGIQUES

Chacune des 14 entités écologiques testées peut être caractérisée de trois façons :

- le nombre total de moustiques capturés dans l'unité (sans tenir compte de l'espèce) ;
- le nombre de piqûres que reçoit en 24 heures un lapin placé dans cette unité (nombre de moustiques trouvés gorgés dans le piège) ;
- un certain type de peuplement culicidien (la proportion des diverses espèces intervenant dans le peuplement varie relativement peu).

Certaines unités, pour lesquelles l'analyse écologique a priori laissait présager des potentialités entomologiques différentes, présentent en fait des peuplements très voisins et doivent bénéficier d'un même type de représentation. D'où l'intérêt d'un test statistique (test d'indépendance de G, in SOKAL et ROHLF, 1969) qui permette d'individualiser des classes entomologiques bien tranchées. L'emploi de ce test permet l'individualisation de 6 classes entomologiques distinctes (effectifs décroissants).

- La classe 1 (Chênaie à Charme avec *Fagus sylvatica*) correspond aux populations de moustiques les plus abondantes et à un nombre de piqûres très élevé.
- La classe 2 (effectifs élevés) caractérise une seule unité phytosociologique : la Chênaie à Charme avec tapis de lierre.
- Appartient à la classe 3 (effectifs encore élevés) tous des autres types de Chênaies : Chênaie à Chêne sessile, taillis de Charme sous futaie de Chêne, jeunes taillis de Charme.
- La lande à *Juniperus communis* appartient à une quatrième classe.

● La classe 5 caractérise différents types de milieux : des milieux forestiers peu favorables (Aunaie à *Alnus glutinosa*) et les milieux ouverts les moins défavorables (prairies pâturées).

● La classe 6 regroupe la plupart des milieux ouverts ; la lande hygrophile à *Cladium mariscus*, ainsi que l'espace bâti : le nombre de moustiques est très faible et le nombre de piqûres par 24 heures très peu élevé (le détail des résultats entomologiques correspondant aux 6 classes retenues est donné dans la fig. 3).

Un essai de synthèse cartographique ne peut être conçu que sur la base de l'utilisation des couleurs qui, par le jeu des superpositions permettent d'exprimer la double caractéristique, écologique et entomologique des unités retenues (cf. PUECH *et al.*, 1981). Dans le cadre du présent travail, les données phytocécologiques de base et les données entomologiques feront l'objet d'une figuration distincte (deux cartes placées en regard, fig. 2 et fig. 3).

Pour la carte de végétation, les trames sont choisies de manière à montrer l'aspect phytosociologique des groupements, la composition floristique étant précisée dans la légende. Les diverses unités retenues pour la carte entomologique sont représentées par un dégradé de trames (les trames les plus sombres étant réservées pour désigner les zones à fortes densités de moustiques). Les informations touchant les espèces culicidiennes non cartographiées (populations sporadiques ou données trop fragmentaires) sont transcrites sous forme d'un sigle apposé à l'emplacement où l'espèce a été découverte.

L'examen des deux cartes complémentaires fait apparaître immédiatement la signification épidémiologique de premier ordre que revêtent les Chênaies à Charme, quel qu'en soit le type, et bien qu'il puisse exister des différences non négligeables entre les différents types distingués. Il s'agit de formations particulièrement étendues, très largement distribuées sur le territoire. Si les forêts de vaste superficie n'existent pas sur le territoire étudié, il existe du moins toute une série de lambeaux forestiers, plus ou moins reliés les uns aux autres, ou suffisamment proches pour que les moustiques n'aient pas à franchir de vastes distances en terrain ouvert, défavorable.

Au sein de ces formations forestières, de taille très variable,

6. Enregistrements effectués au mois d'août 1980 (semaine du 18 au 24). Des enregistrements de plus longue durée s'avèrent toutefois nécessaires.

Fig. 2

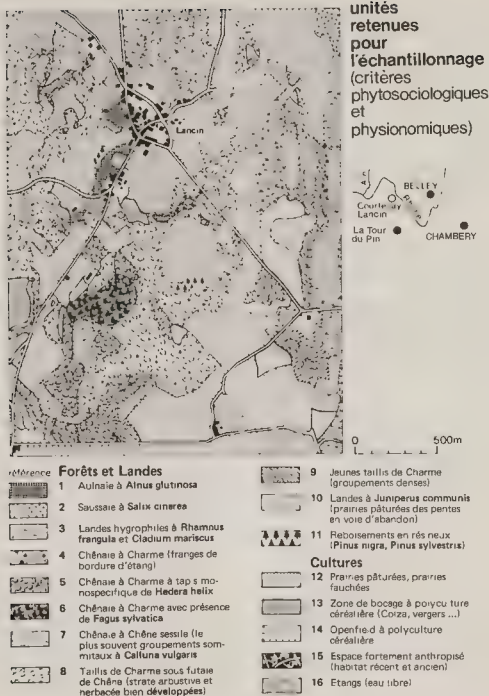
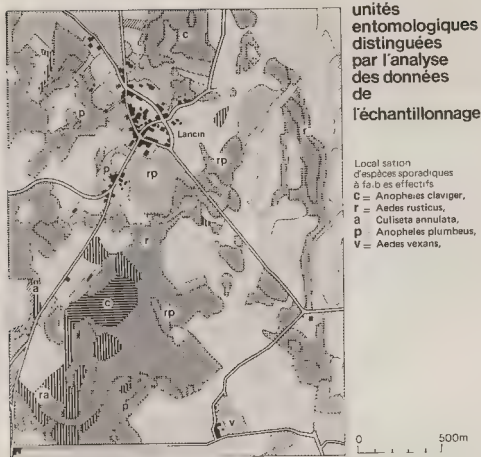


Fig. 3



Nombre total de moustiques capturés (6 lapins, pièges/24 h)	115	68	38	21	17	1
Espèces culicidiennes	Part de chaque espèce dans le peuplement culicidien (en %)					
<i>Aedes</i> du groupe cantans (<i>A. cantans</i> et <i>A. annulipes</i>)	37%	35%	43%	38%	81%	50%
<i>Aedes geniculatus</i>	24%	46%	28%	10%	4%	17%
<i>Coquillettidia richiardii</i>	20%	12%	25%	24%	15%	33%
<i>Coquillettidia buxtoni</i>	18%	7%	4%	27%	0%	0%
Nombre de p. qûres par. apin/24 h	17	11	6	25	2	02
Représentation cartographique						

les diverses espèces de Culicidés ont tendance à se répandre dans tout l'espace offert : un appât très minime (deux lapins) suffit, où qu'il soit placé, à attirer des moustiques dans 75 % des cas. De plus, ces formations, du fait de leurs caractéristiques climatologiques, sont particulièrement favorables à l'activité trophique des moustiques, qui dépend essentiellement des conditions d'hygrométrie et de température (READ *et al.*, 1978). C'est particulièrement net ici pour *A. cantans* : le pourcentage d'individus trouvés gorgés dans les pièges est égal à 87 % dans les Chênaies à Charme ; il n'est que de 58 %, en moyenne, dans les autres types de formations. Ces constatations rejoignent celles de DABROWSKA-PROT (1962), qui montre que l'activité trophique de certaines espèces (*A. vexans*, notamment) est variable selon les conditions microclimatiques. Il n'en est pas de même, semble-t-il, pour d'autres espèces présentes sur le territoire étudié : ainsi, pour *A. geniculatus* et *Cq. richiardi*, la quasi-totalité des individus est trouvée gorgée, et cela quel que soit le type de milieu.

Les Chênaies à Charme représentent donc des entités écologiques de grande potentialité épidémiologique, pour peu que les moustiques présents soient vecteurs de maladie (c'est le cas, notamment, pour l'*A. cantans* susceptible d'intervenir dans les épidémies de myxomatose, cf. GILOT *et al.*, 1980).

De ce point de vue, il importe de souligner que ce même type de formation est également favorable aux populations de lapins à cause du substrat sableux, très propice au foinissement, sur lequel sont implantées les forêts. La Chênaie à Charme peut donc être considérée, dans le cas de la myxomatose, comme un indicateur de site de contamination (cf. GILOT et PAUTOU, 1980).

BIBLIOGRAPHIE

- AIN (G.) et PAUTOU (G.), 1969. — Étude écologique du marais de Lavours (Ain). *Doc. Carte Vég. Alpes*, VII, 25-64.
- BRAVARD (Y.), 1963. — *Le Bas-Dauphiné. Recherches sur la morphologie d'un piedmont alpin*. Imp. Allier, Grenoble, 540 p.
- CLEMENTS (A. N.), 1963. — *The physiology of Mosquitoes*. Pergamon Press. Oxford London - New-York - Paris, 393 p.
- DABROWSKA PROT (E.), 1961. — Activity as an indication of the Distribution of Mosquitoes. *Bull. Acad. Polon. Sciences*, IX, n°2, 485-490.
- DABROWSKA-PROT (E.), 1962. — Reaction of some Mosquito species to microclimatic factors. *Bull. Acad. Polon. Sciences*, 10, 12, 531-535.
- ENAY (R.), 1980. — L'île Crémieu. Évolution morphologique et structurale. *Bull. Soc. Lin. Lyon*, n°8, 483-505.
- ENAY (R.), 1981. — Les formations glaciaires et les stades de retrait du glacier wurmien dans l'île Crémieu. *Bull. Soc. Lin. Lyon*, n°1, 5-26.
- GILOT (B.), PAUTOU (G.), MONCADA (E.), LACHET (B.), CHRISTIN (J. G.), 1979. — La cartographie des populations de tiques exophiles par le biais de la végétation : bases écologiques, intérêt épidémiologique. *Doc. Cart. Ecol.*, XXII, 65-80.
- GILOT (B.), JOUBERT (L.), 1980. — Le rôle vectoriel des Culicidés dans l'épidémiologie de la myxomatose : bilan critique des études effectuées dans la région Rhône-Alpes de 1975 à 1980. *Bull. mens. Off. Nat. Chasse*, n° sp. Scien. Techn., 243-263.
- GILOT (B.), PAUTOU (G.), 1980. — Intérêt de l'indicateur végétal dans l'étude épidémiologique des maladies vectorielles. *Journées d'étude de l'AFIE* (association française des ingénieurs écologues), Grenoble, nov. 1980, 110-117.
- GILOT (B.), PAUTOU (G.), LACHET (B.), 1981. — La cartographie des populations de tiques à visée épidémiologique. Application à la fièvre boutonneuse méditerranéenne. Essai à 1/200 000 dans la basse vallée du Rhône. *Doc. Cart. Ecol.*, XXIV, 103-111.
- HENKEL (H.), 1936. — Studien zur Entschung und zum Verlauf einer Aedes-Plage. *Z. hyg. Zool. Schädlingsbekämpfung*, 28, 17-30.
- MAIRE (A.), BOURASSA (J. P.), AUBIN (A.), 1976. — Cartographie écologique des milieux à larves de moustiques de la région de Trois-Rivières-Québec. *Doc. Cart. Ecol.*, XVII, 49-71.
- MOUSSEIGT (O.), 1980. — *Coquillettidia (Coquillettidia) richiardi* (FICALBI, 1889) Bibliographie Document Entente Interdépartementale pour la démositication du Littoral méditerranéen français n°44, Montpellier.
- NIELSEN (E. T.) et GREVE (H.), 1950. — Studies on the swarming habits of mosquitoes and other Nematocera. *Bull. Ent. Res.*, 41, 227-258.
- PAUTOU (G.), AIN (G.), GILOT (B.), COUSSEANS (J.), GABINAUD (A.), SIMONNEAU (P.), 1973. — Cartographie appliquée à la démositication. *Doc. Cart. Ecol.*, XI, 1-16.
- PIERMONT (L.), 1976. — Problèmes écologiques liés au contrôle des populations de Culicidés dans la région Rhône-Alpes. *Thèse de 3ème cycle, Ecologie appliquée, Grenoble*, 65 p.
- PLATT (R. B.), LOVE (G. J.) et WILLIAMS (E. L.), 1958. — A positive correlation between relative humidity and the distribution and abundance of *Aedes vexans*. *Ecology*, 39, 167-169.
- PUECH (M.), 1980. — Contribution aux recherches de cartographie épidémiologique : étude écologique des populations de Culicidés en rapport avec la myxomatose dans la région Rhône-Alpes. *Thèse de 3ème cycle, Ecologie Appliquée, Grenoble*, 60 p.
- PUECH (M.), GILOT (B.), GIREL (J.), 1981. — Cartographie appliquée à la détection des populations de Culicidés adultes au moment de leur activité trophique (Courtenay, Isère, Juillet 1979) in « Les milieux aquatiques de l'Isère dans la vallée du Rhône en amont de Lyon ». Rapport Ministère de l'Environnement. Comité Faune et Flore. Tome II (1 carte couleur).
- RABOUD (G.), 1979. — Les espèces culicidiennes (Dipt. Culicidae) de la réserve de Panta Fontana (Valais central) : étude écologique et démositication. *Thèse École Polytechnique fédérale de Zurich* n°6453, 123 p.
- RAGEAU (J.), MOUCHET (J.), ABONNENC (E.), 1970. — Répartition géographique des moustiques en France (Dipt. Culicidae). *Cahier ORSTOM Sér. Ent. Méd. Parasit.*, 8, 289-316.
- READ (R. G.), ADAMES (A. J.), GALINDO (P.), 1978. — A model of micro-environment and man biting tropical insects. *Environ. Entomol.*, 7, (4), 547-552.
- ROMAN (E.), 1952. — Observations biologiques sur quelques moustiques du genre *Aedes* de la région lyonnaise (Diptères Culicidae). *Bull. Soc. Lin. Lyon*, 3, 54-56.
- RIOUX (J. A.), CROSET (H.), CORRE (J. J.), SIMONNEAU (P.), GRAS (G.), 1976. — Les bases phyto-écologiques de la lutte anteculicidienne. Cartographie des biotopes larvaires. Ses applications opérationnelles dans le Midi méditerranéen. *Ann. Parasit. hum. comp.*, 42, 6, 655-680.
- SERVICE (M. W.), 1971. — The daytime distribution of mosquitoes resting in vegetation. *J. Med. Ent.*, 8, 271-278.
- SOKAL (R. R.), ROHLF (J. F.), 1969. — The principles and practice of statistics in biological research. Freeman and Company, San Francisco, 859 p.

UNE MÉTHODE DE CARTOGRAPHIE DE L'IRRADIATION DIRECTE SOLAIRE JOURNALIÈRE

par C. ARLÈS

Centre d'Écologie des Ressources Renouvelables
CNRS, 29, rue Jeanne Marvig — 31055 TOULOUSE Cedex

RÉSUMÉ

L'auteur propose une méthode basée sur la reconstitution en laboratoire des conditions d'ensoleillement sur un modèle de terrain en trois dimensions et l'utilisation de l'émulsion photographique comme intégrateur de l'énergie lumineuse reçue par celui-ci. Le traitement en équidensités colorées de l'image obtenue constitue la carte des irradiances journalières.

L'énergie apportée par le rayonnement solaire direct varie fortement dans le temps et l'espace, particulièrement en montagne étant donnée la grande diversité des situations topographiques. Plusieurs méthodes de cartographie ont été proposées pour décrire ces variations. Certaines à partir de cartes topographiques, définissent des pentes et des orientations dont la combinaison donne une carte des facettes (GUEYMARD, 1975) ou des expositions (CANCIGH, 1981) ; à chacune de ces facettes est ensuite affectée une valeur énergétique du rayonnement solaire. D'autres méthodes font appel à la cartographie automatique : le territoire est divisé en cellules élémentaires d'après des cartes topographiques (DURAND et LEGROS, 1981) ou d'après les modèles numériques de terrain de l'I.G.N. (HOUSSEY, 1979) puis, après introduction des données solaires, les cartes sont obtenues en sorties imprimantes ou traçantes. Dans un autre ordre d'idées, signalons encore les cartes à très petite échelle de l'Atlas énergétique du rayonnement solaire pour la France (TRICAUD, 1978).

Une méthode analogique pour cartographier les durées et séquences d'ensoleillement journalier a fait l'objet d'un article précédent (ARLES, 1977). Cependant l'irradiation, c'est-à-dire la valeur intégrée du produit de l'éclairement énergétique par sa durée (PERRIN de BRICHAMBAUT 1963), n'a pas été considérée. Comment cartographier cette irradiation solaire journalière ? La méthode proposée ici vise à une représentation relative de zones d'égales valeurs énergétiques.

Pour des raisons de simplification, ce qui est le but recherché ici, on ne tiendra compte que du rayonnement direct. La simulation du rayonnement diffus semble difficile à appréhender avec précision par des procédés simples

SUMMARY

The author proposes a method based on a laboratory reconstitution of the sunshine conditions on a three-dimensional ground model, and the use of photographic emulsion as a light energy integrator.

A map of daily cumulated irradiance is obtained by the colored equidensity processing of the image.

MÉTHODE

Principe de la méthode

La méthode repose sur l'utilisation d'un modèle en relief éclairé par un projecteur simulant le soleil (ARLES, 1977). Les variations d'éclairement énergétique dues à divers facteurs (atmosphère, pente, exposition, ombres, réverbération... renvoyées par le modèle sous forme de luminances sont enregistrées photographiquement. Le négatif obtenu est ensuite traité par la méthode des équidensités colorées.

La source lumineuse représentant le soleil émet en effet un flux lumineux selon un certain angle θ par rapport au plan moyen horizontal du modèle en relief. Ce flux produit sur le modèle un éclairement distinct en fonction des pentes et des orientations. Le produit de ces éclairements par le temps donne des luminations. Les différentes surfaces éclairées sont à leur tour autant de sources lumineuses dont les luminances, proportionnelles aux luminations, sont enregistrées photographiquement conformément à la loi de LAMBERT (1).

La modification du flux par la traversée de l'atmosphère a été simulée en intervenant sur la durée d'insolation de l'émul-

1 Pour un diffuseur parfait la luminance est la même dans toutes les directions (PERRIN de BRICHAMBAUT, 1963). Cette condition peut être vérifiée en déplaçant un poscriteur tout autour et à égale distance du modèle éclairé normalement d'une manière un forme

sion photographique. Cette dernière est alors utilisée comme intégrateur de l'énergie solaire cumulée : elle est impressionnée autant de fois, pour des positions différentes de la source, qu'il y a d'heures d'ensoleillement au cours de la journée considérée. En effet, le noircissement d'une couche photosensible à base d'halogénures d'argent est proportionnel aux luminations qui l'engendrent, c'est-à-dire, dans le cas présent, à la somme des luminations correspondant à des éclaircissements énergétiques instantanés pour chacune des heures entières de la journée. Ce noircissement se traduit par des densités optiques croissantes qu'on peut traiter en équidensités colorées pour visualiser les zones d'égales valeurs d'irradiation.

Reconstitution des conditions d'ensoleillement

Comme indiqué dans un article précédent (ARLES, 1977), décrivant la technique de réalisation du modèle en relief (p. 244), les conditions particulières suivantes doivent être respectées

1 — Le modèle en relief, avec une échelle identique pour les 3 dimensions de l'espace est peint uniformément en gris mat, d'albedo # 0,2 représentant celui du sol en zone tempérée, après lissage des courbes de niveau. Cet albedo peut être estimé à l'aide d'un posémètre par comparaison des mesures de luminance d'un papier ordinaire (albedo # 0,6) et du gris recherché recevant le même flux lumineux

2 — Le projecteur simulant le soleil est placé le plus loin possible du modèle afin de diminuer l'effet de divergence des rayons lumineux (la surface du modèle doit être éclairée de façon uniforme).

3 — La distance du centre du modèle au projecteur doit rester constante pendant toute la durée des opérations.

Choix de l'émulsion et détermination du temps d'exposition plafond.

Il convient en premier lieu de choisir le type d'émulsion à utiliser et le temps d'exposition plafond afin de ne pas opérer en surexposition.

Les émulsions paraissant le mieux convenir sont celles du type «art graphique demi-teinte» non chromatées ou orthochromatiques : leur courbe caractéristique (c'est-à-dire la représentation graphique de la progression des densités d'un négatif en fonction des luminations les engendrant (cf CLERC, 1957)) la plus rectiligne possible et le facteur de contraste proche de l'unité, afin de bénéficier d'une bonne proportionnalité lumen-densité (1). Ces émulsions ont aussi l'avantage d'être lentes, ce qui permet des temps d'exposition assez longs et par suite un meilleur contrôle de ceux-ci

Les temps d'exposition plafond ont été déterminés comme suit. Les conditions de prise de vues d'abord définies : mise au point de l'objectif, diaphragme en général assez petit, éclairage mis en place pour atteindre normalement une surface

grise (1), unie, couvrant le champ à la place du modèle. On procède ensuite à un essai sensométrique de l'émulsion pour rechercher son niveau de surexposition. L'émulsion est insolée successivement à des temps de pose croissants (progression géométrique), l'éclairement restant constant. Après développement (2) on obtient une échelle de gris bien différenciée dans la zone d'exposition correspondant à la partie rectiligne de la courbe. Le temps d'exposition plafond est celui du niveau de gris qui cesse d'être différencié des autres niveaux supérieurs. Cette opération peut être contrôlée à l'aide d'un densitromètre ou par la méthode des équidensités colorées

Prise en compte de l'atmosphère traversée par le rayonnement solaire direct

L'absorption, la diffusion par les gaz et les aérosols affaiblissent le rayonnement solaire direct à sa traversée de l'atmosphère. D'après la loi de BOUGUER : «l'absorption qu'exerce un milieu sur les rayons qui le traversent augmente en progression géométrique tandis que l'épaisseur traversée n'augmente qu'en progression arithmétique».

Par suite : $W_s = W_o P^m$ avec

W_s : rayonnement direct reçu au niveau du sol,

W_o : rayonnement direct reçu à la limite de l'atmosphère (constante solaire),

P : coefficient de transparence atmosphérique allant de 0,3 en plaine et zone polluée à 0,9 à haute altitude, 1 représentant la transparence parfaite.

m : masse atmosphérique qui serait égale à $1/\sin$, hauteur du soleil en l'absence de rotondité de la terre,

P^m : facteur de transparence

Pour déterminer le temps d'exposition correspondant à une certaine hauteur du soleil, il faut prendre en compte cet affaiblissement du rayonnement : pour un éclairement constant, la durée d'exposition sera plus faible pour les positions basses du soleil

En utilisant le facteur de transparence P^m , on tient compte à la fois du coefficient de transparence P et de la masse atmosphérique m , directement proportionnelle à l'inverse du sinus de la hauteur angulaire du soleil au-dessus de l'horizon, on tient compte aussi de la longueur de la couche atmosphérique traversée. Si on estime qu'en deçà d'une certaine hauteur h_o du soleil et pour une certaine valeur de P le rayonnement n'a que peu d'effet énergétique, le facteur de transparence d'origine (compris entre 0,005 et 0,01) s'écrit $P(h_o)^m$; il correspond alors au coefficient d'exposition 1. Pour une hauteur de soleil h_n correspondant à l'heure n de la journée, le coefficient d'exposition $CE(h_n)$ s'exprime par le quotient de son facteur de transparence $P(h_n)^m$ par le facteur de transparence d'origine :

$$CE(h_n) = P(h_n)^m / P(h_o)^m$$

1 De même albedo que le modèle en relief

2 Se conformer aux indications du fabricant (notices techniques) pour le développement

1 L'Ethogal normal n°2 de Guislenmet a été utilisé

Détermination des durées d'exposition

Les hauteurs du soleil aux différentes heures entières de la journée sont calculées pour une date et un lieu donnés. Connaissant d'autre part les coefficients d'exposition en fonction des hauteurs de soleil et le temps d'exposition plafond de l'émulsion, une durée quelconque d'exposition sera donnée par :

$$T(h_n) = T(pl) \frac{CE(h_n)}{\Sigma CE}$$

avec $T(h_n)$: temps d'exposition pour une hauteur donnée h du soleil à l'heure n ,

$T(pl)$: temps d'exposition plafond de l'émulsion,

$CE(h_n)$: coefficient d'exposition de la hauteur h du soleil à l'heure n ,

ΣCE : somme des coefficients d'exposition de toutes les heures entières de la journée étudiée.

Dans le cas où plusieurs journées sont étudiées simultanément on considère les heures du jour le plus long pour calculer ΣCE .

Remarque : La transparence atmosphérique dont il est ainsi rendu compte présente une valeur moyenne par rapport aux différentes altitudes de la région considérée.

Prises de vues cumulées

Le modèle en relief est placé au centre du plateau d'un héliorestituteur (1) et orienté. La hauteur du plateau est réglée pour que le niveau du centre du modèle passe par l'axe E-W des tourillons. Les vues sont prises verticalement, de préférence avec une focale longue, ce qui permet d'atténuer l'effet de perspective de l'image photographique. L'axe optique passe par le centre du modèle. Enfin, pour enregistrer les énergies instantanées cumulées, la source lumineuse simulant le soleil (un projecteur à lentilles de FRESNEL) doit éclairer le modèle d'une manière constante et uniforme quelle que soit sa position ; ceci est réalisé si on conserve une même distance entre le projecteur et le centre du modèle.

Les vues sont prises comme suit. L'héliorestituteur étant réglé à la latitude moyenne du modèle, pour une déclinaison du soleil donnée (date), le projecteur se trouve en position correcte lorsque l'ombre du viseur horaire porté par le cercle «trajectoire solaire» de l'héliorestituteur se projette sur le centre du modèle (2). Le cercle «trajectoire solaire» est ensuite retiré pour supprimer son ombre sur le modèle, puis le négatif est exposé pendant un temps correspondant à la hauteur du soleil, donné par les formules précédentes. On réalise autant d'insolations de la surface sensible que d'heures entières dans la journée étudiée. Si plusieurs dates doivent être comparées les négatifs obtenus sont développés ensemble.

Traitement du négatif par équidensités colorées

La sommation des luminations, analogue de l'irradiation cumulée au cours de la journée, engendre différents niveaux de densité optique sur le négatif. Ces derniers peuvent être traduits en plages colorées par la méthode des équidensités colorées. Cette technique photographique s'appuie sur des principes de sensimétrie (KODAK, 1971). Elle consiste à transformer la progression continue des densités de gris de l'image photographique en une progression discontinue de paliers successifs. Chacun de ces paliers regroupe plusieurs gris de valeurs très voisines auxquels on attribue une couleur. Dans le cas présent, l'échelle chromatique choisie est celle du spectre, le bleu foncé représentant la classe d'irradiation la plus faible, le rouge la plus forte, le noir indiquant l'absence d'éclairement.

Dans la pratique, cette méthode consiste à faire les opérations suivantes : (1) Copies du ou des négatifs obtenus, sur film à contraste élevé (Litho S de Guilleminot par exemple) pour obtenir une série de films insolés à des temps de pose croissants suivant une progression géométrique de raison 2 ; cette série constitue les masques. (2) Copies de ces masques donnant des contretracques. (3) Assemblages masque avec le contretracque copie du masque suivant, déterminant l'équipage (zone comprise entre 2 limites de gris). (4) Transformation de ces équipages en plages colorées ; 2 méthodes peuvent être utilisées : (a) Kodak préconise l'utilisation des assemblages masque-contretracque comme fenêtres d'insolation, colorées à l'aide de filtres, pour une émulsion couleur (Ektachrome par exemple). (b) La méthode du Color Key (3M), utilisée par nous, consiste à tirer sur film (collodium n°5 Guilleminot par exemple) des images positives des assemblages. Chacun de ces films ainsi que le 1er masque et le dernier contretracque servent, soit de typons pour une impression de la carte, soit à tirer des films Color Key qui sont ensuite superposés pour donner la carte finale. (1)

Soulignons que les documents analysés traduisent en gris la variation d'un seul facteur, la luminance elle-même proportionnelle à la lamination et par suite à l'éclairement lumineux cumulé qui peut être assimilé à l'irradiation solaire. L'utilisation de la méthode des équidensités colorées est donc parfaitement justifiée.

RÉSULTATS

Les cartes obtenues (Pl. 1, 2, 3) fournissent un zonage de l'irradiation journalière tel qu'il est produit par le rayonnement solaire direct au cours d'une journée. Sont pris en compte dans ce zonage : (1) la couche atmosphérique traversée par le rayonnement, (2) la durée réelle d'ensoleillement en fonction des masques dus au relief (3) l'écart de l'incidence des rayons du soleil à la normale du terrain, fonction de la pente et de l'exposition, (4) la réverbération maximale pouvant être produite par les versants éclairés.

Il s'agit de cartes potentielles : elles représentent les condi-

1 Un schéma et une description de l'héliorestituteur figurent dans un précédent article (ARLÉS, 1977, p. 245 et 246).

2 Tracé en bleu clair pour ne pas être enregistré sur le négatif.

1 Voir aussi le procédé Agfa Contour.

tions optimum d'ensoleillement direct compte non-tenu des nébulosités éventuelles.

Dans l'exemple choisi, la répartition de l'irradiation au sol est indiquée à trois époques de l'année : solstice d'hiver, équinoxe, solstice d'été. L'échelle chromatique conduit de l'indice 0 (absence de rayonnement direct) à l'indice 8 (irradiation directe maximale) : les négatifs ont été traités en équidensités colorées avec des masques obtenus à partir d'insolations successives de progression géométrique de raison 2.

La région cartographiée (environ 300 km²) est localisée dans les Pyrénées centrales au niveau de la vallée de la Garonne. Les altitudes y varient de 450 m à 2193 m au Pic de Bacanère. Une valeur moyenne de 0,6 a été choisie pour le coefficient de transparence. Cette valeur moyenne conduit évidemment à surestimer l'irradiation dans les fonds de vallées, là où la transparence est la plus faible par rapports aux sommets où l'irradiation est sous estimée.

L'examen de ces cartes révèle une grande diversité de situations dans l'espace et dans le temps. Le contraste énergétique entre versants, très marqué aux équinoxes (intervalle de 8 classes) s'abaisse en hiver (intervalle de 6 classes), et tend à disparaître en été (intervalle de 2 classes). Au fil de l'été, les versants sud sont caractérisés par un contraste énergétique assez faible puisque partant des classes 4 et 5 (parfois 6) en hiver, ils passent aux classes 7 et 8 aux équinoxes et à la classe 8 en été, soit un intervalle annuel de 3 classes en moyenne. Les versants nord montrent au contraire un contraste énergétique très important, passant des classes 0 ou 1 en hiver, à 2-4 aux équinoxes et 7 en été, soit un intervalle de 7 classes. On peut encore repérer diverses stations caractérisées par des valeurs extrêmes d'irradiation aux différentes saisons.

DISCUSSION

Cette méthode permet donc, avec des moyens réduits (1), d'obtenir des cartes de la répartition spatiale de l'irradiation directe journalière. Cependant, une émulsion photographique étant utilisée comme intégrateur d'énergie, il convient de rappeler (CLERC, 1957) :

- 1 — que la lumination n'est pas parfaitement proportionnelle à la densité optique, la caractéristique d'une émulsion n'étant pas une droite mais une courbe en S
- 2 — que pour une même suite de luminations ($E \times t$), les noircissements correspondants diffèrent légèrement si l'éclairement (E) ou le temps d'exposition (t) varient (écarts de réciprocité).
- 3 — que le même négatif subissant des luminations successives, l'évolution de l'image latente se trouve légèrement affectée (effet des intermittences). Ces diverses causes n'intervien-

nent que faiblement sur le résultat final et le document obtenu est proche de la réalité. Cependant, il a paru préférable de s'en tenir à des valeurs relatives sans chercher à affecter des valeurs absolues aux différentes surfaces déterminées par les équidensités.

Les cartes ainsi obtenues permettent une comparaison rapide de situations topographiques différentes, à diverses saisons. Elles permettent également de déterminer quelles situations méritent des études plus approfondies, domaine des méthodes numériques. En bien des cas les valeurs relatives sont suffisantes. Toutefois, on peut tenter de fixer les limites approximatives de la progression du zonage. En effet, dans la relation $W_s = W_0 \cdot P_m$, l'éclairement énergétique reçu au niveau du sol pour une heure donnée de la journée est proportionnelle au facteur de transparence P_m . Par suite l'irradiation journalière sera proportionnelle à la somme des facteurs de transparence de toutes les heures entières de la journée. Pour une surface horizontale dont les couleurs sur la carte sont connues aux deux solstices on peut donc, par le quotient des facteurs de transparence, connaître l'écart existant entre les valeurs énergétiques extrêmes de l'échelle des couleurs.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ARLES (C.), 1977 — Méthode analogique de cartographie de l'ensoleillement théorique journalier. *Bull. Ecol.*, 8 (3), p. 243-250
- CANCIGH (O.), 1981 — Cartographie du rayonnement solaire de l'Aigoual au littoral languedocien. *Bull. Soc. Langued. Geogr.*, 15 (3), p. 165-201.
- CLERC (L.P.), 1957 — La technique photographique. P. Montel, Paris, 1 vol., 757 p.
- DURAND (R.) et LEGROS (J.P.), 1981 — Cartographie automatique de l'énergie solaire en fonction du relief. *Agronomie*, 1 (1), p. 31-39.
- GUEYMARD (Chr.), 1975 — Influence de la topographie sur la distribution du rayonnement solaire. Calcul théorique, cartographie et application pratique pour le massif des Albères (P.O.) *Thèse D.E.A. d'Ecologie*, Montpellier, p. 63
- HOUSAY (Ph.), 1979 — Exploitation de modèles numériques de terrain : cartographie de la pente et de l'ensoleillement. *Bull. Inf. I.G.N.*, 79/3, p. 15-20, 5 cartes
- KODAK-PATHÉ, 1971 — Équidensités colorées. Notice technique Kodak n°38, p. 9-16, Paris.
- PERRIN DE BRICHAMBAUT. (Chr.), 1963 — Rayonnement solaire et échanges radiatifs naturels. Monographies de Météorologie, Gauthier-Villard, Paris, 1 vol., 300 p.
- TRICAUD (J.F.), 1978 — Atlas énergétique du rayonnement solaire pour la France. Pye Éd., Paris, 1 vol., 280 p.

1 L'élaboration d'un modèle en relief demande en moyenne 15 à 30 jours, temps qui dépend de la complexité de la région, de son étendue et du nombre de courbes de niveau retravaillées. Le travail photographique ne demande que quelques journées (calques préliminaires, étranquilles, prise de vue et traitement par équidensités colorées).

TABLEAU 1

Détermination de la masse atmosphérique vraie en fonction de la hauteur apparente du soleil pour une pression au sol de 1000 mb (d'après Perrin de Brichambaut 1963)

h°	m. vraie	h°	m. vraie	h°	m. vraie	h°	m. vraie	h°	m. vraie
90	1,000	50	1,304	19	3,049	12	4,716	5	10,40
80	1,015	45	1,413	18	3,209	11	5,120	4	12,44
75	1,035	40	1,553	17	3,388	10	5,60	3	14,70
70	1,064	35	1,740	16	3,588	9	6,18	2	18,50
65	1,103	30	1,995	15	3,816	8	6,88	1	23,70
60	1,154	25	2,357	14	4,075	7	7,77	0	35,50
55	1,220	20	2,904	13	4,372	6	8,90		

TABLEAU 2

Détermination, pour la latitude de 45° 56' N (latitude moyenne de la région cartographiée) pour les différentes heures de la journée, et pour 3 périodes (Hiver-Équinoxe-Été) des valeurs correspondantes suivantes :

h : hauteur apparente du soleil en degrés

m : masse atmosphérique vraie

p^m : facteur de transparence pour P = 0,6

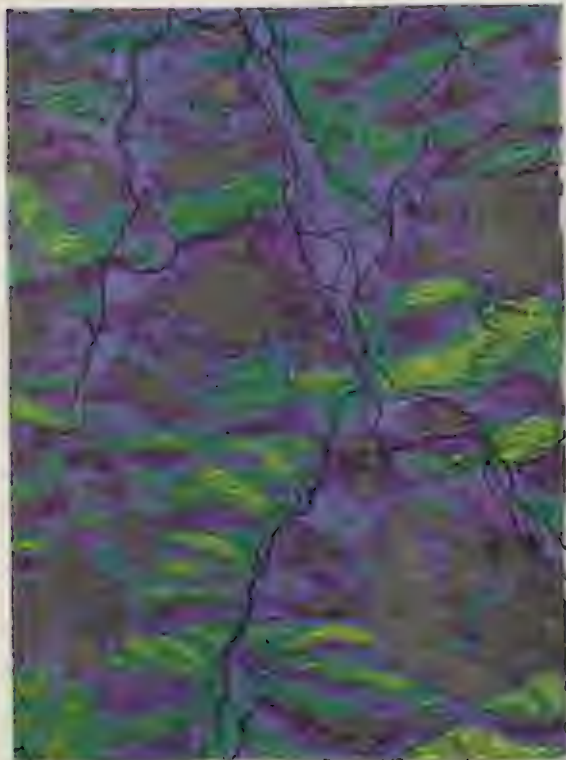
CE : coefficient d'exposition calculé à partir de p^m = 0,008

Heures de la journée	5 19	6 18	7 17	8 16	9 15	10 14	11 13	12
	h			3°42'	11°44'	18°04'	22°15'	23°34'
Solstice d'hiver	m			13°07'	4,82	3,19	2,66	2,51
	p ^m			0,0013	0,085	0,196	0,257	0,277
	CE				10,6	24,5	32,12	34,62
	h	0°	10°55'	21°28'	31°11'	39°21'	45°	47°04'
Équinoxe	m	35,5	5,16	2,74	1,93	1,58	1,41	1,37
	p ^m	133.10 ⁻⁸	0,072	0,247	0,373	0,446	0,487	0,497
	CE		9	30,87	46,62	55,75	60,87	62,12
	h	5°35'	15°43'	26°24'	37°20'	48°12'	58°27'	66°48'
Solstice d'été	m	9,53	3,65	2,25	1,65	1,34	1,09	1,06
	p ^m	0,008	0,155	0,317	0,430	0,504	0,550	0,582
	CE	1	19,37	39,62	53,75	63	68,75	71,62

PYRENEES - VALLEE DE LA GARONNE

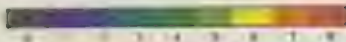
Irradiation directe potentielle au Solstice d'Hiver

par C. ARLÈS - 1982



Fond topographique par A. PAIS d'après la carte I.C.N. ARREAU de l'ère XVII^e-e^e

Classes d'Irradiation croissante

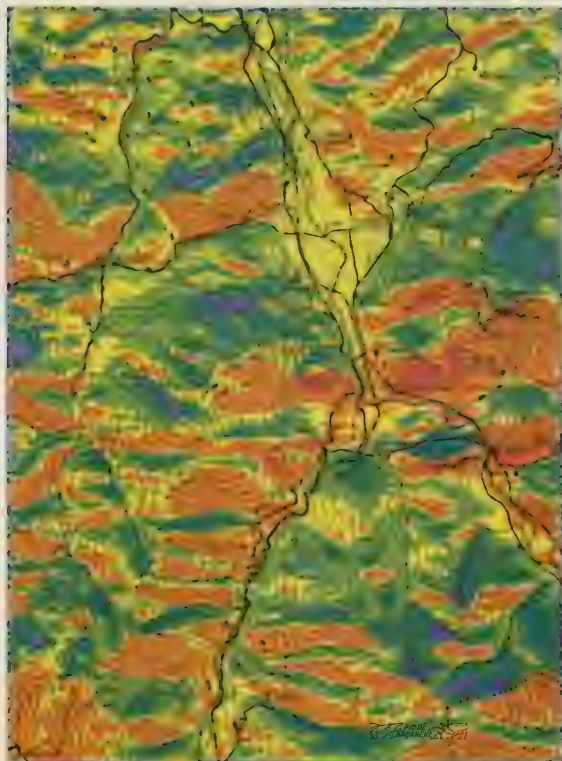


PYRENEES - VALLEE DE LA GARONNE

Irradiation directe potentielle à l'Equin

1:500 000

1:500 000





PARAMÈTRES RELATIFS À L'EAU DANS LES FEUILLES DE CHÂTAIGNIERS (*CASTANEA SATIVA* Mill.) DE TAILLIS DU BAS-DAUPHINÉ

par J.J. COLLICARD et G. CARLIER

Laboratoire de Botanique et Biologie Végétale
et Laboratoire associé au CNRS n°242,

Université Scientifique et Médicale de Grenoble, BP. 68 — 38402 SAINT-MARTIN D'HERÈS cedex (France).

Mots-clés : Châtaignier, *Castanea*, résistance stomatique, potentiel hydrique.

Key-words : Sweet Chestnut, *Castanea*, stomatal resistance, water potential.

RÉSUMÉ

D'avril à novembre 1981, la résistance stomatique à la diffusion de vapeur d'eau et le potentiel hydrique ont été mesurés dans des feuilles de taillis de 2, 11 et 20 ans. En milieu de journée, la résistance stomatique de feuilles adultes exposées au soleil peut s'abaisser à 0.5 s.cm^{-1} et le potentiel à -2.0 MPa . La résistance est plus élevée chez les feuilles jeunes et sénescentes. Les valeurs des potentiels sont en relation avec les résistances stomatiques. Une brève détresse hydrique a été observée dans le taillis de 20 ans après un mois de sécheresse estivale.

SUMMARY

Stomatal resistances to water vapour diffusion and water potentials have been measured in leaves from 2-, 11- and 20-year old coppices from april to november 1981. Midday stomatal resistance in fullgrown, sun exposed leaves may fall to 0.5 s.cm^{-1} and water potential to -2.0 MPa . Young and senescing leaves have higher resistances. Water potential is related to resistance. A short water stress occurred in the 20-year coppice following one month without rain in summer.

INTRODUCTION

Le travail décrit dans cet article fait partie d'une étude d'ensemble de la croissance, du fonctionnement et de la production des taillis de Châtaigniers du Bas-Dauphiné (MERVILLE, 1982 ; DOBREMEZ et BERTHIER, 1982).

Nous décrivons l'évolution journalière et saisonnière du potentiel hydrique des feuilles et de la résistance stomatique à la diffusion de vapeur d'eau. Ces grandeurs n'avaient jamais été mesurées dans les taillis concernés. Or leur connaissance est nécessaire à la compréhension du comportement écophysologique des arbres. Ce sont des éléments de diagnostic d'une éventuelle détresse hydrique (SINCLAIR, 1980). En année normale, l'observation visuelle des Châtaigniers du Bas-Dauphiné n'indique pas habituellement de détresse hydrique, mais une indication objective est préférable. En outre, certaines espèces d'arbres subissent une fermeture des stomates en milieu de journée (ROBERTS *et al.*, 1979), susceptible de limiter l'activité photosynthétique.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les taillis de Châtaigniers sont situés à Notre-Dame de l'Osier (Isère), à 510 m d'altitude. Ils sont installés sur des dépôts fluvioglaciers. Le sol est un sol brun lessivé à muil oligotrophe ou mull-modér, de pH 4,5 à 5. La pente est modérée à nulle selon les sites. La pluviosité moyenne annuelle est de 1000 mm, la température moyenne annuelle de 9,5°C (DOBREMEZ, 1970). La révolution est voisine de 20 ans. Chaque taillis est rigoureusement équien et presque monospécifique. Les Châtaigniers sont indemnes de maladies parasitaires.

ABRÉVIATIONS

VPD = déficit de pression de vapeur d'eau (vapor pressure deficit).

RD = résistance stomatique à la diffusion de vapeur d'eau, calculée pour une surface projetée.

Les mesures ont été faites en 1981 dans des taillis de 2 ans et 11 ans (sur terrain plat) et de 20 ans (sur terrain en faible pente, exposé au sud-est). Les résultats étant très voisins dans les trois taillis, nous exposerons principalement ceux qui se rapportent au taillis de 2 ans.

Le potentiel hydrique des feuilles a été mesuré à la bombe de pression (SCHOLANDER *et al.*, 1965). Lorsque la transpiration est intense, le potentiel des feuilles excisées baisse rapidement ; nous réduisons donc le délai entre l'excision et la mesure à 1 mn au plus, et l'atmosphère de la bombe est maintenue humide à l'aide de papier filtre imbibé d'eau distillée (IKE *et al.*, 1978).

Le potentiel hydrique du sol est mesuré à l'aide d'hygromètres-sondes à point de rosée WESCOR PCT-55 enfoncées à 10, 20 et 0 cm et reliés à un microvoltmètre HR-33 T. Les sondes sont disposées horizontalement pour minimiser les effets du gradient thermique dans le sol. Sauf durant une courte période, les potentiels du sol sont restés entre 0 et $-0,1$ MPa (soit entre 0 et -1 bar), domaine dans lequel la précision des sondes WESCOR n'est pas satisfaisante. Les sondes placées aux trois profondeurs n'ont pas décelé de différences significatives. Des potentiels auraient été nécessaires, mais il n'a pas été possible d'en disposer en 1981.

La résistance stomatique à la diffusion a été déterminée au moyen d'un poromètre ventilé LI-COR 1 600. Le poromètre calcule la résistance à partir d'une mesure de flux transpiratoire faite en conditions connues, mais éventuellement différentes des conditions ambiantes. En particulier la résistance de la couche limite y est maintenue à $0,2 \text{ s.cm}^{-1}$, valeur nettement plus faible que celle qui est réalisée à l'air libre à vitesse de vent modérée. Aussi les valeurs du flux transpiratoire ne sont-elles qu'indicatives.

Les feuilles de Châtaignier de nos taillis ont une résistance

TABLEAU I

Comparaison des résistances adaxiale (R_{ad}), abaxiale (R_{ab}) et totale (R_D) de feuilles de taillis de 2 ans

n°	température °C	PAR	R_{ad} (1)	R_{ab} (1)	R_D (2)
		$\mu\text{E.m}^{-2}\text{s}^{-1}$	s.cm^{-1}	s.cm^{-1}	s.cm^{-1}
1	18,8	340	100	2,26	2,26
2	19,2	270	100	3,45	3,45
3	19,2	176	100	3,70	3,70
4	34,7	1660	15,70	0,36	0,35
5	32,8	1630	17,90	0,23	0,23
6	35,1	1640	8,45	0,33	0,32
7	33,0	77	64,50	0,61	0,60
8	31,5	92	>100	0,60	0,60
9	31,3	97	11,60	1,10	1,00

(1) mesurée (2) calculée

de la face adaxiale R_{ad} bien supérieure à celle de la face abaxiale R_{ab} (Tableau I). Il s'ensuit que la résistance totale R_D , calculée selon PALLARDY et KOZLOWSKI (1979) par la formule $R_D = R_{ab} \times R_{ad} / (R_{ab} + R_{ad})$ et très peu différente de R_{ab} . C'est donc celle-ci qui a été mesurée.

Si le poromètre indique une valeur de résistance supérieure à 100 s.cm^{-1} , elle n'est qu'indicative (ns : non significative).

Lorsqu'on désire mettre en relation la résistance stomatique et le potentiel hydrique, les deux grandeurs sont mesurées à la suite sur la même feuille (voir dans la partie RÉSULTATS, les paragraphes 1 et 4).

Les feuilles des taillis de 11 et 20 ans ont pu être atteintes grâce à des plateformes de 8 et 14 m de haut.

RÉSULTATS

1 — VARIATIONS NYCTHÉRALES

Les figures 1a et 1b donnent les valeurs mesurées sur des feuilles adultes, de rang moyen, bien exposées, au cours de deux cycles nycthéraux, les 22-23 juin et 9-10 juillet 1981. Dans les deux cas le potentiel hydrique du sol ne différait pas significativement de zéro, mais la première séance a été faite par temps couvert, frais et humide, alors que la deuxième a eu lieu par temps ensoleillé (sauf l'après-midi du 10 juillet), chaud mais encore assez humide.

Les variations de la résistance sont manifestement symétriques à celles de l'éclairement, indiquant l'influence primordiale de celui-ci sur les stomates. La résistance nocturne est considérable (les valeurs supérieures à 100 s.cm^{-1} , n'étant qu'indicatives, ne sont pas portées sur la figure). La résistance minimale, voisine de 1 s.cm^{-1} est atteinte en milieu de journée en même temps que l'éclairement maximum. Les différences de température et d'éclairement entre les deux séances n'ont guère affecté cette valeur minimale. On ne note pas de fermeture méridienne des stomates. La transpiration nocturne est pratiquement nulle. A résistance stomatique égale, la transpiration diurne dépend principalement de la température.

Les variations du potentiel hydrique foliaire sont concomitantes à celles de la résistance. Les valeurs nocturnes sont de $-0,1$ à $-0,2$ MPa. Le minimum diurne est beaucoup plus bas lorsque la température est élevée et la transpiration intense (les 9 et 10 juillet) qu'en conditions plus modérées (les 22 et 23 juin).

Les valeurs de résistance et de potentiel prises en considération dans la suite de cet article sont les valeurs minimales du milieu de journée.

2 — ÉVOLUTION DE LA RÉSISTANCE STOMATIQUE MINIMALE AU COURS DE LA VIE DES FEUILLES

Les mesures de résistance ont été faites de façon répétée durant toute la saison sur toutes les feuilles de 3 rameaux sélectionnés. Il s'agissait de rameaux bien dégagés, donc bien exposés au soleil durant tout ou partie de la journée.

Fig. 1 - Variations nyctémérales mésologiques et physiologiques dans le taillis de 2 ans. a. 22 et 23 juin 1981, b. 9 et 10 juillet 1981.

TR : transpiration ($\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), RD : résistance à la diffusion de vapeur d'eau ($\text{s}\cdot\text{cm}^{-1}$), Ψ_f : potentiel hydrique foliaire (MPa), t : température de l'air ($^{\circ}\text{C}$), HR : humidité relative de l'air, Q : radiation photosynthétiquement active ($\mu\text{E}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{m}^{-2}$), VPD : déficit de pression de vapeur de l'air (KPa).

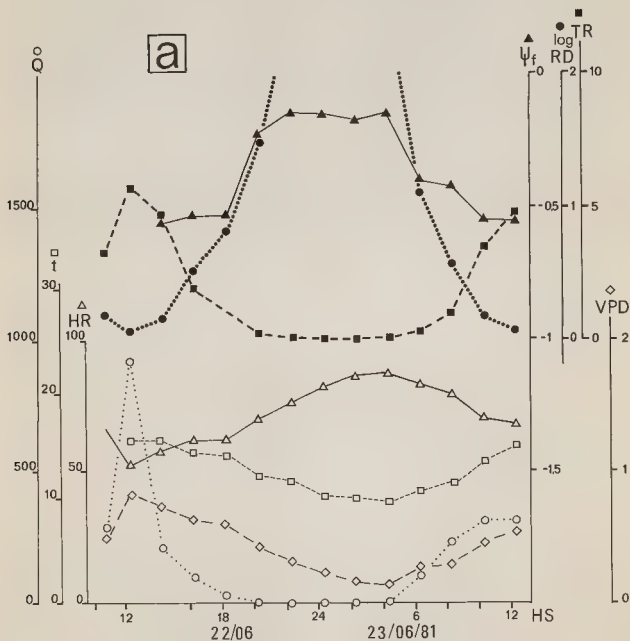
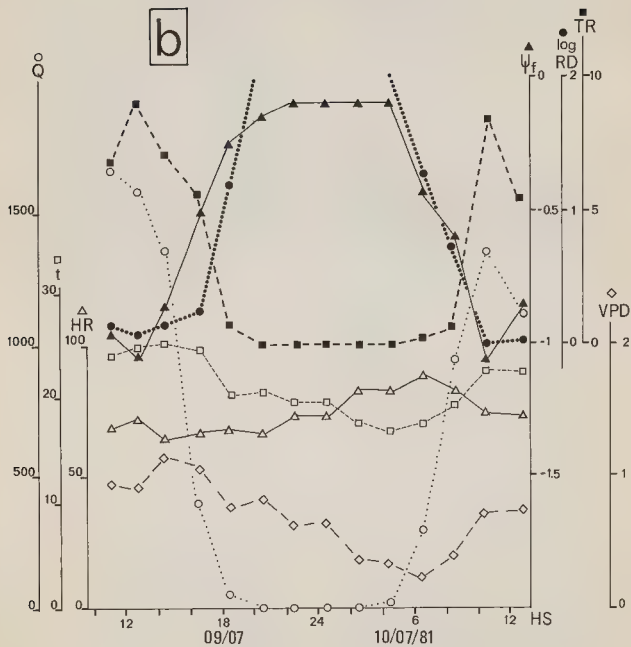


Fig. 1b



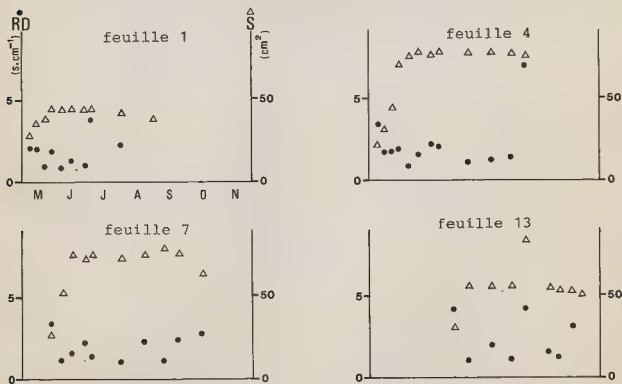
La figure 2 montre pour quatre feuilles, la première étant apparue en avril et tombée en août, la dernière étant apparue en juillet et tombée en novembre, une évolution analogue de leur résistance : tant que la feuille n'a pas atteint la moitié de sa taille définitive, la résistance minimale reste assez élevée, de l'ordre de 2 à 4 s.cm⁻¹; ensuite la résistance s'abaisse jusqu'à 1 s.cm⁻¹ ou moins, pour remonter finalement lors de la sénescence précédant la chute.

La figure 3 fait apparaître un corollaire de ce comportement, à savoir le changement progressif de la relation entre la résistance et le rang des feuilles. Quatre dates ont été choisies pour illustrer ce changement (Fig. 3). La relation est croissante en début de saison (6 mai); ensuite elle se dédouble en une relation décroissante pour les feuilles inférieures et une relation croissante pour les feuilles supérieures (12 juin); enfin la relation croissante disparaît et il ne reste que la relation décroissante (24 août, 8 octobre). Les corrélations ont été éprouvées pour toutes les dates de relevés (Tableau 2). A partir des coefficients de corrélation linéaire, calculés pour chaque rameau, on a calculé le seul de probabilité pour une corrélation significative pour l'ensemble des trois rameaux.

Le tableau 2 fait apparaître le signe de la corrélation et son degré de signification. À peu d'exceptions près, les corrélations sont significatives à hautement significatives. Il faut cependant remarquer que l'épreuve statistique effectuée n'est valable, en toute rigueur, que pour des grandeurs distribuées normalement, ce qui n'est évidemment pas le cas du rang des feuilles. À cette réserve près, nous pouvons interpréter les résultats ainsi qu'il suit. En début de saison, les feuilles de rang inférieur sont déjà adultes et ont une résistance moindre que les feuilles supérieures, en cours de croissance. En juin et juillet ce sont les feuilles moyennes, adultes, qui ont la plus faible résistance; les feuilles inférieures, qui amorcent leur sénescence, et les feuilles supérieures, encore en cours de croissance, ont des résistances plus élevées. À partir du mois d'août, ce sont les feuilles supérieures, qui ont fini leur croissance, qui ont la résistance la plus faible. Au fur et à mesure que les feuilles vieillissent, en commençant par la base des rameaux, leur résistance augmente. En octobre les feuilles du sommet sont encore capables d'ouvrir leurs stomates alors que les rares feuilles moyennes encore attachées ont des résistances considérables. À la fin d'octobre, les feuilles restant au sommet des rameaux jaunissent sans ordre, ce qui se traduit par

Fig. 2 Évolution des surfaces (Δ) et des résistances à la diffusion de vapeur d'eau ($\bullet$) de feuilles d'un même rameau du taillis de 2 ans. Le numéro des feuilles indique le rang à partir de la base du rameau. La résistance à la diffusion est mesurée en milieu de journée.

taillis de 2 ans



l'augmentation aléatoire de leur résistance et la disparition de la corrélation

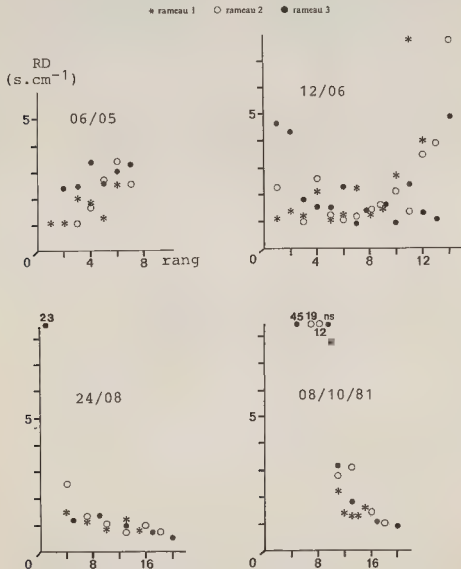
Les mêmes faits ont été constatés dans les taillis de 11 et 20 ans. Il faut remarquer que les corrélations qui viennent d'être décrites ne résultent pas d'une relation privilégiée entre l'éclairement reçu et le rang des feuilles. En milieu et en fin de saison, les feuilles âgées ont des résistances plus élevées que les feuilles moyennes, quel que soit l'éclairement reçu respectivement. Mais s'il se trouve que les feuilles âgées sont moins éclairées, l'augmentation de leur résistance améliore les corrélations. Les feuilles supérieures reçoivent toujours l'éclairement le plus élevé.

3 — ÉVOLUTION SAISONNIÈRE DES POTENTIELS HYDRIQUES DIURNES

Cette évolution a été suivie sur des feuilles de rang moyen, sauf en fin de saison, où ce sont les feuilles supérieures restantes qui ont été utilisées. Les résultats sont portés sur la figure 4

En avril et mai, les potentiels restent voisins de $-0,5$ à $-0,8$ MPa. C'est une période de transpiration peu intense : la surface foliaire est encore faible, la plupart des feuilles, encore jeunes, ont une résistance stomatique élevée ; le VPD atmosphérique est modéré, l'eau du sol est très facilement disponible.

Fig. 3. Relations entre la résistance à la diffusion de vapeur d'eau et le rang des feuilles de trois rameaux du taillis de 2 ans, à différentes dates de la saison de végétation 1981. La résistance est mesurée en milieu de journée.



Une première chute des potentiels diurnes jusqu'à $-1,2$ ou $-1,5$ MPa se produit en juin, alors que l'eau du sol reste facilement disponible. Évidemment l'augmentation de la surface foliaire, la proportion croissante de feuilles à faible résistance, l'augmentation du VPD atmosphérique liée à l'absence de pluie, expliquent cette évolution. C'est pendant cette période qu'apparaissent des écarts significatifs entre les taillis de 2 et 11 ans. Ces écarts s'expliquent pour une part par la différence de hauteur au-dessus du sol (environ 1,5 m pour le taillis de 2 ans, environ 8 m pour celui de 11 ans), mais surtout par le développement plus important de la surface foliaire transpirante dans le taillis de 11 ans à cette époque de l'année: d'après les mesures de MERVILLE (1982) le taillis de 2 ans n'attient une surface foliaire égale à celui de 11 ans qu'en septembre.

Le mois de juillet pluvieux stoppe cette évolution. Les mesures faites par temps de pluie donnent même des valeurs très élevées de potentiel.

La sécheresse du mois d'août s'accompagne d'une chute du potentiel hydrique du sol. Les potentiels foliaires accusent alors une chute plus poussée que la précédente, atteignant $-1,8$ MPa, et accompagnée dans certains cas de fermeture

diurne des stomates (voir plus loin). Lorsqu'une différence significative des potentiels apparaît entre les trois taillis, ceux-ci se classent dans le même ordre que les potentiels de sols. Le taillis de 20 ans est celui dans lequel le potentiel du sol décroît le plus; il est situé sur une pente exposée au sud-est à la différence des deux autres. Manifestement cette période estivale est caractérisée par une disponibilité limitée de l'eau du sol, une surface transpirante maximale (les chutes de feuilles commencent en août), une résistance stomatique faible pour la plupart des feuilles. La détresse hydrique devient possible.

La fin de la saison est marquée par un retour à des conditions plus favorables.

4 — RELATION ENTRE LE POTENTIEL HYDRIQUE DES FEUILLES ET LEUR RÉSISTANCE STOMATIQUE

Jusqu'ici il s'est agi de feuilles bien exposées, donc susceptibles d'ouvrir leurs stomates au maximum, condition favorable à l'abaissement de leur potentiel hydrique. Nous avons cherché à préciser les relations entre résistance et potentiel en

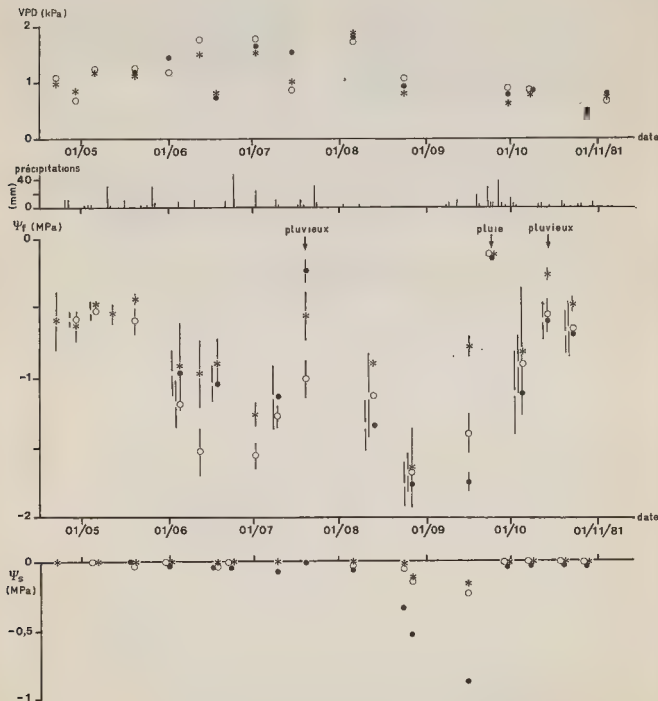
TABLEAU 2
Corrélations linéaires entre la résistance RD et le rang des feuilles
Taillis de 2 ans, années 1981

Dates	22.4	29.4	6.5	12.5	20.5	du 22.4 au 20.5		
rangs	1 à 4	1 à 6	1 à 7	1 à 8	1 à 10	+		
corrélation	+	+	+	+	+	+		
signification	n.s.	***	**	n.s.	**	***		
Dates	1.6	12.6	18.6	2.7	15.7	du 1.6 au 15.7		
rang	1 à 5	1 à 7	1 à 7		1 à 7	—		
corrélation	—	—	—		—	n.s.	***	
signification	*	*	***					
rangs	6 à 12	8 à 14	8 à 15	8 à 18	8 à 20	+		
corrélation	+	+	+	+	+	+		
signification	n.s.	**	***	*	*	***		
Dates	6.8	24.8	8.9	30.9	8.10	20.10	28.10	du 6.8 du 28.10
rangs	1 à 20	1 à 20	4 à 40	5 à 20	5 à 20	11 à 20	13 à 20	—
corrélation	—	—	—	—	—	—	—	—
signification	*	**	*	**	**	*	n.s.	***

n.s. : non significatif ; * : significatif ($0,05 > p > 0,01$) ; ** : très significatif ($0,01 > p > 0,001$) ;
*** : hautement significatif ($P < 0,001$)

Fig. 4. Évolution des potentiels hydriques des feuilles (Ψ_f), des potentiels hydriques du sol (Ψ_s) et du déficit de pression de vapeur de l'atmosphère (VPD) au cours de la saison de végétation 1981. Chaque valeur du potentiel de feuille est la moyenne de 4 à 6 mesures faites sur des feuilles différentes. Les barres verticales représentent les intervalles de confiance pour $p = 0,05$.

* taillis de 2 ans ○ taillis de 11 ans ● taillis de 20 ans



mesurant à la suite les deux grandeurs sur des feuilles placées en diverses positions dans le feuillage. Les différents éclaircissements reçus entraînent des différences dans les résistances stomatiques. Ces mesures ont été répétées durant toute la saison. Quelques exemples de relation entre Ψ_f et RD sont montrés sur la figure 5. Les corrélations ont été éprouvées à toutes les dates de relevés en calculant le seuil de probabilités d'une corrélation significative pour l'ensemble des trois taillis (Tableau 3.1).

Pour la plupart des relevés, de juin à octobre, la résistance et le potentiel varient dans le même sens (exemple : le 18 juin, fig. 5) ; la corrélation est positive et significative à hautement significative. La résistance stomatique est donc un facteur prépondérant du potentiel. Lorsque la résistance est faible, la diffusion de la vapeur d'eau de la feuille vers l'atmosphère est rapide et le potentiel hydrique foliaire décroît puisqu'il se rapproche de celui de l'atmosphère. Si les stomates se ferment, la résistance augmente, la diffusion ralentit, les feuilles comblent leur déficit hydrique et le potentiel se rapproche de celui du sol. C'est bien ce qui a été constaté dans l'étude de l'évolu-

tion nyctémérale. La corrélation positive exprimant ce type de relation est hautement significative si on prend en considération l'ensemble des relevés effectués durant toute la saison, soit dans chaque taillis séparément soit dans l'ensemble des trois taillis (tableau 3.2), et cela malgré les exceptions remarquables existant à certaines dates.

C'est ainsi qu'en début de saison il n'y a pas de corrélation positive significative. Cela indique que la résistance stomatique n'est pas un facteur important du potentiel (ex : le 21 mai, fig. 5). On peut suggérer que la résistance hydraulique des éléments conducteurs en voie de différenciation est le facteur prépondérant. Pour une date (le 6 mai) il existe une corrélation négative significative.

La corrélation cesse également d'être significative par temps pluvieux (le 20 juillet, tableau 3.1) ; il semble qu'alors les mesures instantanées ne saisissent que des valeurs transitoires, contrairement aux jours de beau temps où la résistance et le potentiel s'établissent à des valeurs stationnaires en milieu de journée.

Fig. 5 Relations entre la résistance à la diffusion de vapeur d'eau RD ($s.cm^{-1}$) et le potentiel hydrique des feuilles Ψ_f (MPa) à différentes dates de la saison de végétation 1981. Mesures faites en milieu de journée

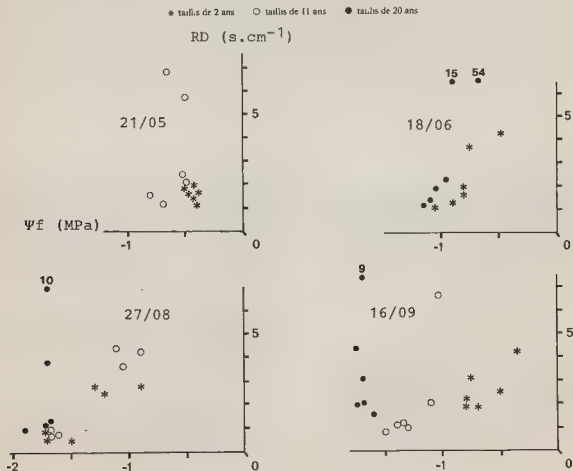


TABLEAU 3
Corrélation entre la résistance RD
et le potentiel hydrique foliaire Ψ_f

3.1. par dates							
Dates	29.4	6.5	12.5	21.5			
corrélation	+	—	+	+			
signification	n.s.	*	n.s.	n.s.			
Dates	5.6	12.6	18.6	2.7	9.7	20.7 a	13.8
corrélation	+	+	+	+	+	+	+
signification	*	*	***	***	*	n.s.	**
Dates	27.8 b	27.8 c	16.9 b	16.9 c	5.10	23.10	4.11
corrélation	+	+	+	+	+	+	+
signification	**	***	n.s.	**	**	***	**
3.2. par taillis							
Taillis	2 ans	11 ans	20 ans	2, 11, 20 ans			
corrélation	+	+	+	+			
signification	***	***	***	***			

a : jours pluvieux
b : taillis de 2, 11 et 20 ans
c : taillis de 2 et 11 ans

Enfin au moment de la sécheresse estivale (le 16 septembre), la corrélation positive cesse d'être significative pour l'ensemble des trois taillis, à cause du comportement particulier des feuilles du taillis de 20 ans : certaines de ces feuilles ont à la fois un potentiel très bas (jusqu'à $-1,8$ MPa) et une résistance importante (9 à 10 s.cm $^{-1}$). Il s'agit de feuilles en état de détresse hydrique. Dans ce cas c'est la chute du potentiel qui entraîne la fermeture des stomates. En fait cette situation s'amorce dès le 27 août (fig. 5). Les taillis de 2 et 11 ans ne sont pas touchés par la détresse hydrique.

DISCUSSION

1 — Les résistances les plus faibles que nous avons mesurées pour la face abaxiale des feuilles de Châtaignier sont de l'ordre de $0,5$ s.cm $^{-1}$. Cette valeur est inférieure à celle qui est indiquée ($6,2$ s.cm $^{-1}$) pour la même espèce par KORNER *et al.* (1979), et même à toutes celles qui sont colligées par les mêmes auteurs pour des arbres à feuilles caduques, et qui sont au moins égales à 2 s.cm $^{-1}$. Nos valeurs sont plus proches de celles qui sont citées pour les plantes herbacées : p. ex. $0,2$ s.cm $^{-1}$ pour le Tournesol (BLACK, 1979).

En raison d'imprécisions sur les mesures de transpiration, de température et d'humidité, l'estimation de la résistance par le poromètre LI-1600 peut être affectée d'une erreur d'environ 20 p. 100. Nos résultats ne peuvent donc être gravement sous-estimés. PALLARDY et KOZLOWSKY (1981) indiquent pour un clone de Peuplier une résistance minimale $0,7$ s.cm $^{-1}$; il est vrai que cette valeur résulte de résistances d'ordre de grandeur voisin pour les deux faces. Nos châtaigniers ont au contraire une résistance très élevée pour la face adaxiale.

Les résistances nocturnes sont très élevées, ce qui traduit la fermeture très efficace des stomates et l'absence presque complète de transpiration nocturne. Les oscillations journalières observées sont semblables à celles qui ont été décrites par ELIAS (1979) pour plusieurs feuillus tempérés. Par contre l'effet du rang des feuilles, étudié par cet auteur en début de saison, est plus discret que dans le cas de nos Châtaigniers.

2 — Le potentiel mesuré à la bombe de pression est, bien entendu, égal au potentiel de pression du xylème de la feuille. Plusieurs auteurs ont recherché si le potentiel ainsi mesuré concorde avec celui qui est indiqué par un hygromètre à point de rosée appliqué contre le limbe. IKE *et al.* (1978) trouvent

une bonne concordance dans le cas du Manihot, de même que BLACK (1979) pour le Tournesol. Chez le Riz et le Maïs, HIRASAWA et ISHIHARA (1979) indiquent que la concordance n'est satisfaisante que si la transpiration est nulle ; en cas de transpiration intense, la bombe donne un résultat plus bas que l'hygromètre, ce que les auteurs interprètent par l'absence d'équilibre entre l'eau du xylème et l'eau du mésophylle. Par contre pour WEST et GAFF (1971) c'est l'hygromètre qui donne des valeurs plus basses, si du moins les mesures à la bombe sont faites aussitôt après l'excision ; la différence représente le potentiel osmotique de la sève.

Nous avons tenté la comparaison sur des feuilles de Châtaignier attachées, sur le site d'étude. Les hygromètres ont fourni des valeurs diurnes des potentiels plus élevées que la bombe. Mais comme l'utilisation des hygromètres en conditions variables de température est susceptible de graves erreurs, ces essais n'ont pas été poursuivis.

3 — Les potentiels que nous mesurons en milieu de journée sont tout à fait comparables à ceux d'autres feuillus : —1,0 à —2,5 MPa chez le Pommier (DAVIES et LAKSO, 1978), —1,7 MPa chez le Peuplier (PALLARDY et KOZŁOWSKI, 1981), —2,0 MPa chez *Acer rubrum* (ROBERTS *et al.*, 1979). En accord avec le modèle du «continuum sol-plante-atmosphère», les potentiels foliaires sont inférieurs au potentiel du sol, et les mouvements des stomates entraînent des variations concomitantes du potentiel foliaire : la diminution de la résistance stomatique fait que le potentiel foliaire se rapproche de celui de l'atmosphère et donc diminue (RICHTER, 1978). Dans le cas particulier de la pluie, la même logique prévaut, mais le potentiel atmosphérique étant cette fois très élevé (proche de zéro), le potentiel foliaire remonte.

Les variations nyctémérales du potentiel sont importantes (de —0,1 à —1,1 MPa le 10 juillet), phénomène caractéristique des arbres, végétaux ayant une résistance hydraulique élevée de leur appareil caulinaire (CAMACHO *et al.*, 1974).

Sauf exception il n'y a pas de fermeture diurne de stomates. Les Châtaigniers ne paraissent pas avoir souffert de détresse hydrique, sauf ceux du taillis de 20 ans à la fin de la période sèche estivale d'août et septembre. Il aurait été très intéressant d'effectuer à ce moment un suivi des potentiels et des résistances au cours d'un cycle nyctéméral, afin de vérifier l'atténuation de leurs oscillations (SINCLAIR, 1980), mais cela n'a pas été possible pour des raisons matérielles. Le fait que seuls les Châtaigniers de 20 ans aient montré des symptômes de détresse peut s'expliquer par l'exposition au sud, par la pente accélérant le drainage du sol, ou par la hauteur des troncs (14 m) entraînant une forte résistance hydraulique. Il est possible que la pratique, habituelle dans le Bas-Dauphiné, de couper les Châtaigniers à 20 ans résulte précisément de la constatation empirique d'un ralentissement de la croissance à partir de cet âge. Ce point serait à vérifier.

CONCLUSION

Les taillis de Châtaigniers du Bas-Dauphiné sont évidemment établis et entretenus (depuis plusieurs centaines d'années) là où les conditions édaphiques leur évitent la détresse hydrique en année normale. En 1981, les mois sans pluie ont

été juin et août ; le VPD diurne a été plus marqué en juin mais ce n'est qu'à la fin d'août que le potentiel hydrique du sol a décliné sensiblement ; c'est à ce moment que des signes discrets de détresse se sont manifestés. Ces observations doivent être poursuivies.

REMERCIEMENTS

Ce travail a été soutenu par le Centre National de la Recherche Scientifique dans le cadre de l'Action thématique programmée «Écosystèmes forestiers».

Les auteurs remercient M. B. LACHET pour s'être chargé du traitement statistique.

BIBLIOGRAPHIE

- BLACK (C.R.), 1979. — The relationship between transpiration rates, water potential and resistances to water movement in Sunflower (*Helianthus annuus* L.). *J. Exper. Bot.*, 30, p. 235-243.
- CAMACHO (E.), HALL (A.E.) et KAUFMANN (M.R.), 1974. — Efficiency and regulation of water transport in some woody and herbaceous species. *Plant Physiol.*, 54, p. 169-172.
- DAVIES (F.S.) et LAKSO (A.N.), 1978. — Water relations in Apple seedlings : changes in water potential components, abscisic acid levels and stomatal conductances under irrigated and non-irrigated conditions. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 103, p. 310-313.
- DOBREMEZ (J.F.), 1970. — Les forêts sur sols hydromorphes du Bas-Dauphiné : contribution à l'étude des corrélations sol-végétation. *Thèse Doct. 3ème cycle, Grenoble*, 103 pp.
- DOBREMEZ (J.F.) et BERTHIER (B.), 1982. — Croissance des rameaux de taillis de Châtaigniers (*Castanea sativa* Mill.) du Sud-Est de la France. *Ann. Sci. Univ. Franche-Comté*, 4ème série, 1, p. 1-22.
- ELIAS (P.), 1979. — Stomatal activity within the crowns of tall deciduous trees under forest conditions. *Biologia plantarum*, 21, p. 266-274.
- HIRASAWA (T.) et ISHIHARA (K.), 1979. — The relationship between environmental factors and water status in the Rice plant. 2. Leaf water potential and xylem potential. *Jap. J. Crop. Sci.*, 48, p. 557-568.
- IKE (I.F.), THURTELL (G.W.) et STEVENSON (K.R.), 1978. — Evaluation of the pressure chamber technique for measurement of leaf water potential in Cassava (*Manihot* species). *Can. J. Bot.*, 56, p. 1638-1641.
- KORNER (CH.), SCHELL (J.A.) et BAUER (H.), 1979. — Maximum leaf diffusive conductance in vascular plants. *Photosynthetica*, 13, p. 45-82.
- MERVILLE (V.), 1982. — Contribution à l'analyse de la croissance de la chute et de la décomposition des feuilles d'un écosystème forestier. Le cas des taillis de Châtaigniers au Sud-Est de la France. *Thèse Doct. 3ème cycle, Grenoble*, 36 p.
- PALLARDY (S.G.) et KOZŁOWSKI (T.), 1981. — Water relations of *Populus* clones. *Ecology*, 62, p. 159-169.
- RICHTER (H.), 1978. — Saugspannung und Wasserbilanz ; ein Beitrag zu ihrer Interpretation. *Phyton* (Austria), 18, p. 29-41.

- ROBERTS (S. W.), KNOERR (K. R.) et STRAIN (B. R.), 1979. — Comparative field water relations of four co-occurring forest tree species. *Can. J. Bot.*, **57**, p. 1876-1882.
- SCHOLANDER (P. F.), HAMMEL (H. T.), BRADSTREET (E. D.) et HEMMINGSEN (E. A.), 1965. — Sap pressure in vascular plants. *Science*, **148**, p. 339-346.
- SINCLAIR (R.), 1980. — Water potential and stomatal conductance of three Eucalyptus species in the Mount Lofty Ranges, South Australia. Responses to summer drought. *Aust. J. Bot.*, **28**, p. 499-510.
- WEST (D. W.) et GAFF (D. F.), 1971. — An error in the calibration of xylem-water potential against leaf-water potential. *J. Exper. Bot.*, **22**, p. 342-346.

RÉSUMÉS DE THÈSES

Nader Bassil KATERSI. — *Étude de modélisation des transferts hydriques dans le système sol-plante-atmosphère*. Thèse de Doctorat d'État ès Sciences Naturelles soutenue le 15 juin 1982 à l'Université Paris VII. JURY : M.M. HELLER, LOUGUET, PERRIER, SAUGIER, VIEIRA DA SILVA.

INTRODUCTION

La productivité d'un couvert végétal dépend en grande partie de sa capacité à assurer ses besoins en eau. Ce principe est connu depuis longtemps, mais l'étude et l'analyse du transfert hydrique dans le système sol-plante-atmosphère n'est pas encore envisagée d'une façon complète, notamment à l'échelle d'un couvert végétal en milieu naturel.

Le travail présenté ici contribue à l'effort mené dans ce domaine, son originalité consiste à traiter d'abord le transfert en phase liquide, sujet sur lequel on dispose de peu d'informations à part les quelques résultats contradictoires disponibles dans la littérature, puis le transfert en phase gazeuse ou plus particulièrement la résistance du couvert. Cependant l'objectif recherché au cours de cette étude était de savoir dans quelle mesure ces deux transferts sont liés et si cette liaison existe, quelle information peut-on tirer sur la compréhension du phénomène de transfert sur le plan fondamental ainsi que dans le domaine appliqué (conséquence agronomique, modélisation de l'évapotranspiration ETR). Les études ont été réalisées sur une culture de luzerne pour de multiples raisons : forte productivité sur une période de temps faible (6 semaines), répétition de plusieurs coupes dans des conditions climatiques différentes.

I - ÉTUDE DE TRANSFERT HYDRIQUE DANS LE VÉGÉTAL (transfert en phase liquide)

a) Position du problème

Les études de VAN DEN HONERT reprises notamment par GARDNER, HALLAIRE, COWAN, PHILIPP, fournissent en principe les éléments théoriques nécessaires au traitement de la circulation de l'eau dans le végétal, elles reviennent à admettre que la différence du potentiel hydrique aux bornes sol et feuilles du système $\Psi_F - \Psi_s$ est relié à la transpiration

T (les potentiels Ψ étant comptés en valeurs absolues) soit :

$$T = (\Psi_F - \Psi_s) / R_{sp} \quad (1)$$

où R_{sp} désigne la résistance totale sur l'ensemble du trajet sol-plante et correspond à la somme des résistances en série (r_1 , résistance des manchons du sol entourant les racines, qui est une fonction croissante de la sécheresse du sol et fonction décroissante de la densité racinaire ; r_2 , r_3 , r_4 , respectivement les résistances à la pénétration de l'eau dans les racines, le xylème et entre les nervures des feuilles et la chambre sous-stomatique).

Les vérifications expérimentales de cette formule entreprises sur des plantes isolées au laboratoire ou sur une culture au champ montrent que la loi de proportionnalité entre T et $\Psi_F - \Psi_s$ n'est respectée que dans le cas de potentiels Ψ_F faibles ne dépassant pas au cours de la journée 8-9 Bars. Cependant pour les valeurs supérieures de Ψ_F , on observe des écarts qui sont généralement dans le même sens à savoir qu'aux fortes valeurs de T le rapport $\Psi_F - \Psi_s / T$ diminue, ce qui pouvait exprimer une diminution de la résistance R_{sp} . Lorsque les expériences sont poursuivies plus tard dans l'après-midi le rapport $\Psi_F - \Psi_s / T$ présente au contraire une augmentation sensible en fin de journée. Les difficultés rencontrées pour fournir une interprétation cohérente aux résultats précédents reviennent en réalité à poser la question fondamentale suivante :

— Le transfert hydrique en phase liquide depuis le sol jusqu'à la chambre sous stomatique répond-il aux conditions de flux conservatif, comme il est implicitement admis dans la relation indiquée ci-dessus où ne figureraient que des résistances ?

— Le transfert hydrique répond-il au contraire aux régimes de flux non conservatif ? Cette hypothèse implique des variations de teneur en eau des différents organes, lesquels interviennent comme réservoirs ; mais, dans ce cas, quel est parmi les systèmes à compartiment celui qui rend compte le mieux des résultats trouvés ?

Dans la mesure où l'on y parvient, la variation journalière de l'état hydrique de la plante déduite de la cinétique du flux transpiratoire permettrait de considérer et d'interpréter sous un angle nouveau les autres fonctions physiologiques (régulation stomatique, photosynthèse, mécanisme d'adaptation à la sécheresse) qui sont plus ou moins liées au potentiel foliaire.

Les réflexions précédentes ont conduit l'auteur à examiner le modèle à compartiment le plus simple et à vérifier s'il

permet de rendre compte de l'ensemble des résultats expérimentaux.

b) Élaboration d'un modèle dynamique du transfert de l'eau et vérification expérimentale

Ce modèle donne un schéma simple du transfert hydrique dans le système sol-plante. L'idée de base de ce modèle revient à admettre en marge du circuit principal sol-feuille de résistance R (R correspondant essentiellement à la résistance sol-racine) et relié à ce dernier par une résistance r , l'existence d'un réservoir-plante, à l'intérieur duquel le potentiel serait Ψ_p . Dès lors la transpiration T apparaît comme la somme de deux flux : l'absorption racinaire a et un flux q compté positif ou négatif selon que le réservoir se dessèche ou se rehumecte :

$$T = a + q \quad (2)$$

Trois équations caractérisent la circulation de l'eau dans un tel système. Les équations (3) et (4) expriment la loi d'ohm appliquée respectivement au flux a et au flux q

$$\Psi_F - \Psi_s = a \cdot R \quad (3) \quad \Psi_F - \Psi_p = q \cdot r \quad (4)$$

L'équation (5) exprime la relation entre la variation de potentiel Ψ_p et la perte ou le gain d'eau du réservoir-plante.

$$q = -V \alpha d \Psi_p / dt \quad (5)$$

Dans cette équation V représente le volume d'eau maximal contenu par unité de surface de sol dans le réservoir-plante (en litres / m²) et α désigne la dérivée de la relation entre la teneur en eau (v eau / V) et le potentiel Ψ_p .

Partant de ce système d'équation, on peut exprimer la variation dans le temps de Ψ_p , Ψ_F , a et q en supposant connus :

— d'une part les trois paramètres caractéristiques de la culture R , r , et $V \alpha$,

— d'autre part Ψ_s et l'évolution diurne de la transpiration $T = f(t)$. En ce qui concerne Ψ_p , on obtient après élimination des grandeurs de Ψ_F , a et q l'équation différentielle

$$\Psi_p \cdot \Psi_s - V \alpha (R + r) \cdot d \Psi_p / dt + RT \quad (6)$$

dont l'intégration donnera ($\Psi_p \rightarrow \Psi_s$) en fonction de t ; les équations (5), (4) et (2) permettront alors d'en déduire respectivement $q(t)$, $a(t)$ et $\Psi_F(t)$.

L'auteur propose une méthode pour estimer les trois paramètres du modèle, ce qui permet de vérifier le modèle pour n'importe quelle journée du moment où la transpiration T et Ψ_s sont connus.

La vérification expérimentale du modèle a été entreprise pendant plusieurs journées de beau temps et a conduit à un certain nombre d'observations très intéressantes :

— tout d'abord, on observe un bon accord entre les valeurs de Ψ_F calculées et celles mesurées ; il apparaît nettement que le modèle rend compte de façon satisfaisante de l'ensemble des résultats expérimentaux ;

— le couvert dispose d'une quantité d'eau (flux intérieur) mobilisable au cours de journées de beau temps et qui peut être récupérée pendant la nuit, l'eau cédée par la plante représente environ 15 % de la transpiration totale cumulée

mais elle peut atteindre à certaines heures de la journée environ 25 % de la transpiration ;

— la fonction réservoir explicitée par le modèle proposé a pour effet de réduire à certaine heure de la journée le potentiel foliaire Ψ_F ; l'intervention du réservoir-plante agit forcément sur les fonctions physiologiques de la plante ;

— lorsqu'on compare le flux intérieur q cédé par le réservoir-plante (réservoir imaginaire qui représente en réalité les réserves d'eau dans les organes de stockage dans la plante, racine, tiges, feuilles) avec la variation de la teneur en eau dans la partie aérienne du couvert végétal, on constate que la partie aérienne ne fournit qu'environ 35 % de la quantité d'eau cédée par le réservoir-plante ; ces résultats semblent accorder une part importante aux racines dans le dessèchement total, ceci en accord avec les résultats de CRUIZIAT 1974, HUCK *et al.* 1970, et les calculs de JARVIS 1975 ; ainsi il semble que les racines ne doivent plus être regardées seulement comme des organes de conduction, mais aussi des lieux possibles de réserve en eau importante.

De l'étude du transfert hydrique dans le végétal résumée brièvement ici devrait découler un certain nombre de perspectives de recherche. Notons seulement que les conclusions précédentes apportent des éléments nouveaux aux recherches relatives à l'eau dans la plante tels que :

— la caractérisation des conditions hydriques d'une plante par son potentiel hydrique ;

— le problème de sélection des variétés résistantes à la sécheresse ;

— la relation entre le potentiel hydrique et la résistance stomatique, la photosynthèse, la croissance et les phénomènes de développement ;

— le souci de favoriser la croissance de telle ou telle partie du végétal pour mieux adapter la plante à la sécheresse ou d'arriver à une meilleure gestion de l'eau.

II — ÉTUDE ET INTERPRÉTATION DE LA RÉSISTANCE GLOBALE DU COUVERT

Le but fixé pour cette partie du mémoire est d'approfondir un certain nombre de questions liées à la signification d'une résistance globale du couvert d'une part et de faire la liaison entre le transfert hydrique en phase liquide et le transfert en phase gazeuse d'autre part. Trois objectifs étaient fixés :

— *méthodologique* : il s'agit d'abord d'obtenir une résistance globale du couvert à partir des mesures ponctuelles de résistance stomatique r_s puis de comparer cette résistance mesurée avec la résistance théorique du couvert R_V déduite de l'ETR par le modèle de PERRIER.

— *fondamental* : il s'agit de comprendre le mécanisme de la régulation stomatique d'origine hydrique et le rôle du réservoir-plante sur ce mécanisme ;

— *agronomique* : il s'agit de trouver le « déterminisme climatique » permettant avec une précision suffisante de prédire la résistance du couvert et par conséquent de modéliser l'évapotranspiration.

Sur le plan méthodologique :

La résistance stomatique moyenne du couvert a été obtenue à partir de la démarche de MONTEITH qui propose la formule suivante pour atteindre la résistance stomatique du couvert R_s soit :

$$R_s = \overline{r_s} / LAI$$

$\overline{r_s}$ étant la résistance stomatique moyenne des feuilles du couvert et LAI son indice foliaire. A partir de 16 000 mesures ponctuelles de r_s conduisant à 400 valeurs moyennes de R_s , l'auteur compare les deux résistances R_s et R_v . Les conclusions de cette comparaison suggèrent que si le but recherché est la connaissance d'une résistance du couvert et son utilisation dans des modèles visant à déterminer l'ETR, la facilité avec laquelle on détermine R_v plaide en faveur de ce genre d'approche, car si l'estimation de R_v est grossière, elle conduit cependant à une estimation assez précise de l'ETR. Par contre lorsqu'il s'agit de traduire à travers le terme R_v la réaction de la plante à l'échelle fine, il n'est pas certain que le paramètre R_v représente le meilleur outil puisque R_v n'est pas indépendante des facteurs climatiques. Dès lors, l'emploi de R_s adaptée aux mesures locales des résistances stomatiques r_s est préférable.

Sur le plan fondamental :

L'auteur a examiné la relation entre le potentiel hydrique Ψ^F et la résistance R_s obtenue en l'absence d'une régulation phytique. Le résultat de cette étude fait apparaître ce que d'autres auteurs ont déjà observé à savoir que R_s est indépendante de Ψ^F tant que ce dernier est inférieur à une valeur critique (12 Bars pour la luzerne) puis R_s augmente brusquement pour une faible variation de Ψ^F provoquant ainsi une régulation hydrique. Pour expliquer cette régulation, l'auteur a introduit, dans le modèle proposé pour expliquer le transfert en phase liquide, la phase gazeuse en imaginant un compartiment stomate qui commande par la variation de sa teneur en eau l'ouverture et la fermeture stomatique. Les résultats expérimentaux de la relation entre Ψ^F et R_s ont amené l'auteur à admettre l'hypothèse d'un décalage dans le temps dans la mobilisation de ces deux réservoirs impliqués dans le transfert hydrique. En effet le compartiment stomate ne subit pas de variations de teneur en eau tant que le potentiel Ψ^F garde des valeurs inférieures à 12 Bars, alors que cette valeur critique est de 8 Bars pour le réservoir-plante.

Les hypothèses et le schéma précédent, s'ils permettent de mieux comprendre la relation entre Ψ^F et R_s , soulignent aussi que ce décalage dans la mobilisation des deux réservoirs impliqués permet au réservoir-plante de jouer un rôle « tampon » entre les cellules stomatiques et le milieu extérieur. Nous avons analysé ce rôle en présence et en l'absence d'un stress hydrique édaphique.

Ces conclusions sont intéressantes, car en jouant sur le volume d'eau dans le réservoir-plante, on peut avancer ou retarder l'apparition d'une régulation hydrique des stomates.

Sur le plan agronomique :

L'analyse des formules de l'évapotranspiration réelle, a permis de définir une expression caractérisant la résistance du couvert R_s et qui tient compte de l'action de divers facteurs du milieu sur cette résistance. Dans cette expression, on trouve la résistance critique du couvert r_c qui englobe deux termes R_n

(le rayonnement net) et $ta - tr$ (le déficit hydrique de l'air), ainsi que la résistance aérodynamique ra . Les vérifications expérimentales ont permis de constater qu'il y a une croissance linéaire entre rc/ra et R_s/ra et que par conséquent l'expression climatique proposée conduit à une bonne estimation de l'ETR. Enfin compte tenu de la relation entre rc/ra et R_s/ra il est possible de proposer une formule pour estimer l'ETR qui ne tient compte que du rayonnement net R_n . Cette formule s'est révélée un bon outil pour calculer l'ETR puisqu'elle conduit à des valeurs horaires d'ETR très proches de celles mesurées.

III — CONCLUSIONS

Le travail présenté ici apporte des éléments nouveaux concernant le transfert hydrique dans le végétal et le rôle de ce transfert sur les autres fonctions physiologiques de la plante. Il met en évidence un certain nombre de paramètres comme les caractéristiques du stockage de la plante qui peuvent être considérées dans une certaine mesure comme un critère de l'adaptation de la plante à la sécheresse. Enfin il ouvre des perspectives intéressantes de recherche qu'il serait important de développer dans l'avenir et qui apporteront très certainement une meilleure connaissance hydrique du couvert, de l'efficacité de l'eau, et, les moyens de définir les doses d'irrigation et mieux gérer les périodes de bilan d'eau déficitaire en fonction de leur occurrence et de leur durée.

J.P. PELTIER. — La végétation du bassin versant de l'oued Sous (Maroc). Thèse de Doctorat d'État, Université scientifique et médicale de Grenoble, octobre 1982, 201 p., 19 tabl. et 36 fig. dans le texte, 45 cartes et 56 tabl. hors-texte. JURY : MM. OZENDA NÈGRE, QUEZEL, JOLY, RICHARD.

Conduites avec le double objectif de l'intérêt pratique et de la connaissance exploratoire de la végétation, ces recherches avaient pour but de rendre compte des caractères surtout sociologiques de la végétation, tout en s'efforçant, malgré la faible importance des moyens, de réunir les données écologiques essentielles de façon à mettre en évidence les grands gradients bioclimatiques de la région, en rapport avec la dynamique atmosphérique.

Quelle que soit la méthode adoptée pour étudier le climat du Sous, l'analyse des différentes variables climatiques ne peut se faire qu'à partir d'un ensemble de données peu nombreuses et ne concernant que de courtes périodes d'observation. De cet ensemble hétérogène, il ressort que le climat de la région, si on s'en tient à la définition d'EMBERGER, est de type méditerranéen, mais un méditerranéen fortement teinté d'océanique, ce qui a pour effet d'amortir la variation des températures extrêmes et de provoquer, surtout au voisinage de la côte, un net adoucissement du climat. Le phénomène le plus remarquable est l'envahissement des plaines, vallées et cuvettes, dans lesquelles s'étale l'Arganier, par les brumes liées à l'importante évapotranspiration de jour. Ce phénomène prend une importance d'autant plus grande du point de vue écologique que la pluviométrie est faible. Il rapproche en cela le Sous du Haouz et le distingue bien de la Moulouya.

L'inventaire floristique souligne la richesse relative du Pays qui abrite près du tiers de la flore du Maroc (1240 espèces et sous-espèces sur 4215). Les familles les mieux représentées sont les Synanthérées, Légumineuses, Graminées, Caryophyllacées et Crucifères : elles ont un rang sensiblement analogue dans la flore marocaine.

La région est relativement riche en Boraginacées, Chenopodiacees, Rubiacées et Euphorbiacées. À l'inverse, les Indacées, Orchidacées et Rosacées y sont mal représentées.

Moins diversifiée que celle du Maroc, la flore est plus riche en espèces que celle des régions sahariennes. Elle est surtout constituée de thérophytes, témoins biologiques de l'aridité.

Au niveau des éléments phytogéographiques, la région est un véritable «carrefour botanique» pour reprendre une expression de SAUVAGE, émise à propos de Goulmine. Le cadre bioclimatique y assure la coexistence de nombreux éléments : méditerranéen s.l. (632 taxons), ibérique (94 taxons), saharien (42 taxons), tropical (17 taxons), macaronésien (13 taxons), pour ne citer que les mieux représentés. L'élément endémique, bien que ne renfermant que 52 taxons propres à la région (auxquels il faut cependant ajouter 90 taxons strictement marocains), lui imprime une marque physiologique tout à fait particulière.

Au plan phytosociologique, les techniques numériques appliquées aux 1205 relevés retenus pour le traitement ont permis d'individualiser 48 associations pratiquement toutes nouvelles. Étant donné la façon dont a été conduit le relevé, en prenant en compte simultanément les éléments thérophytiques, chamaéphytiques et arborés, on doit considérer ces combinaisons originales, si l'on se réfère à la tendance actuelle de la phytosociologie, comme des ensembles d'associations. En fait, les groupements s'apparentent aux grandes associations classiques d'antan. Il faut donc, comme elles, une valeur collective correspondant le plus souvent aux alliances.

L'emploi de l'analyse factorielle des correspondances utilisant le critère présence-absence a facilité la définition objective des associations présentes sur le terrain, uniquement sur la base de disjonctions spatiales. Sur les cartes, les ensembles proches dans l'espace présentent des rapports très étroits sur le plan floristique, donc écologique, du moins si on admet le postulat sur lequel est basée toute la méthode floristico-écologique. Cependant, il faut insister sur le fait que les résultats dépendent de l'échelle de travail, du choix des observations, de leur nombre, c'est-à-dire de la façon dont a été analysée la complexité du milieu.

Au niveau de la distribution des associations retenues, les cartes factorielles ont mis l'accent sur l'importance des espèces dominantes ; ce sont elles qui contribuent, par leur forte participation, à élaborer les plans factoriels. Les disjonctions mises en évidence par l'analyse factorielle se superposent aux discontinuités physiologiques fondées sur l'analyse des transects de végétation. Cela rejoint les observations faites en milieu éremique et justifie, si besoin est, le recours aux espèces dominantes pour nommer les groupements.

Les associations ainsi délimitées par la double approche floristique et physiologique se distribuent sur le terrain d'abord en fonction des paramètres macro et mésoclimatiques, eux-mêmes en lien étroit avec la topographie, principale régulatrice des conditions hydriques, tant au niveau du climat que du sol. De plus, l'action des paramètres climatiques est

souvent conditionnée au niveau de l'édaphisme par la nature du substrat. À l'ensemble de ces actions qui tendent à différencier des unités naturelles de végétation, s'oppose tout un ensemble d'actions anthropozoogènes qui tendent à uniformiser tous les milieux par régression. Ces deux ensembles de facteurs agissant en sens inverse compliquent beaucoup le travail analytique de terrain et les synthèses ultérieures. Exprimer cette réalité était un des buts de la présente étude. Aussi a-t-il paru indispensable de comparer tous les types de végétation présents sur le terrain, donc toujours des relevés géographiquement proches et de constitution floristique voisine. Le tableau général résultant de cet exercice peut paraître difficile à lire, mais pas plus que la nature, dont il reflète la réalité.

Sept grands groupes d'associations ont pu être distingués.

Les steppes ligneuses arborées présentent sous le couvert de l'Arganier neuf associations. L'*Arganio-Haloxyletum* correspond à une zone de sécheresse ; ce groupement paraît être la variante océanique de l'association à *Haloxylon scoparium* et *Stipa retorta* des confins saharo-constantinois. L'*Arganio-Cymbopogonetum* est le groupement le plus xérophile du versant S du Haut Atlas ; il est lié aux lithosols des adrets, échelonnés entre 350 et 950 m. L'*Arganio-Euphorbietum echini* est l'association la plus répandue. Elle s'étale dans les parties les plus océaniques de la région et toujours sur un substratum rocheux dioclase. C'est l'homologue de l'*Arganio-Euphorbietum beaumeranae* de la partie septentrionale de la dition, association de loin la plus originale. Elle renferme un lot d'espèces succulentes de souche macaronésienne et *Salsola longifolia* domine dans les zones directement soumises aux embruns, ce qui n'est pas sans rappeler les associations à Salsolacées de la côte des Tekna. Le Lentisque est présent, mais pas le Thuya. Il témoigne de la composition de l'arganaie primitive qui a eu beaucoup à souffrir de la dégradation. L'*Arganio-Artemisietum* est confiné à la partie la plus orientale du versant S du Haut Atlas ; il est lié à une océanité atténuée. L'*Arganio-Rhoisietum* correspond, par rapport à tous les autres groupements, à un meilleur bilan hydrique global se conjuguant avec l'océanité qui demeure forte. C'est la raison pour laquelle l'association n'est individualisée que dans les Ida-ou-Tanane et le Haut Atlas. Entre 800 et 1000 m d'altitude, elle y partage l'espace avec l'*Arganio-Anagyrisetum*, ce dernier sur les ubacs, le premier dans les adrets. De la sorte, la substitution du Tizra par *Anagyris* quand la siccité décroît est clairement démontrée, ainsi qu'est soulignée, dans les deux associations, l'absence du Thuya, en rapport avec un excès d'océanité.

Les steppes ligneuses basses à Armoise blanche sont d'aspect un peu plus uniforme, puisque seulement quatre groupements y ont été reconnus. L'*Artemisio-Erodietum meynieri* est l'association la plus répandue dans toutes les parties les plus basses des hauts plateaux de l'Anti-Atlas. L'Armoise y atteint une exubérance et un développement tels qu'elle donne aux zones qu'elle recouvre un aspect monotone. Dans la partie orientale de la retombée S, à cause de la sécheresse, l'association passe à l'*Artemisio-Convolutetum*, alors qu'aux plus hautes altitudes des plateaux, à cause de la rigueur des températures hivernales et d'une meilleure pluviométrie, s'individualise l'*Artemisio-Thymetum saturioides*. Ce dernier est remplacé dans la partie occidentale de la chaîne par l'*Artemisio-Erodietum jahandiezianii*, favorisé par la relative clémence des températures hivernales et une meilleure ambiance hydrique

générale.

Les groupements préforestiers rassemblent les arganaies, les callitriaies et les chênaies vertes. Le *Tetractino-Genistetum feroxis*, de caractère xérophilique, lié aux fortes pentes triasiques du Haut Atlas, peut être considéré comme un vicariant écologique plus chaud de l'association à *Thuya* et *Genista tricuspidata*, développée au jbel Amsittène. Le *Tetractino-Thymetum satureioides* le relaie lorsque l'altitude augmente et que les sols sont érodés. Dans le massif des Ida-ou-Tanane, il se distingue de son homologue du Haut Atlas par la présence, en particulier, de *Genista ferox*, vraisemblablement à cause d'une température hivernale plus clémente. Le *Tetractino-Cistetum villosi* est l'association la moins xéro-thermophile des trois ; de plus, elle se trouve sur des sols mieux conservés, de type rouge fersiallitique. L'association à *Thuya* et herba-cées est à peu de choses près conforme à celle qu'on rencontre au jbel Amsittène. Les chênaies vertes n'ont pas fait l'objet d'une étude exhaustive. La seule chênaie à Lenticque du Haut Atlas étudiée est un peu plus xérophile et thermophile que celle à *Teline segonnei* des sommets siliceux du Kerdous.

Les formations mixtes rassemblent cinq associations. Dans les Ida-ou-Tanane, l'association à *Thuya*-Arganier avec *Euphorbia beauriverana* se développe entre 300 et 700 m d'altitude, où elle domine aux expositions S, SW et W., là où le taux d'humidité atmosphérique et la température sont encore particulièrement élevés. Quand la roche affleure, les espèces xérophiles strictes apparaissent (*Warionia saharae*, *Cymbopogon schoenanthus*, etc.). Cette sous-association doit être considérée comme le vicariant méridional du groupement à *Thuya*-Arganier et *Warionia saharae* du jbel Amsittène. L'association à *Thuya*-Arganier avec *Ebenus pinnata* apparaît dans les adrets dès 700 m d'altitude ; elle voisine avec celle à *Thuya* et Chêne vert qui se développe dans les ubacs. L'association à Arganier-*Thuya* avec *Periploca laevigata* se présente sous deux faciès. Le premier à *Genista ferox* concerne les lithosols triasiques de la partie occidentale du Haut Atlas ; le second à *Genista tricuspidata* intéresse le massif des Ida-ou-Tanane. Le caractère mésophile du second se traduit par l'apparition dans son cortège floristique de *Lavandula dentata*, *Pistacia lentiscus*, etc. L'association à *Thuya* et Génévrier de Phénicie intéresse les grandes vallées du Haut Atlas et coïncide avec l'abaissement des températures hivernales en rapport avec la diminution de l'océanité.

Onze groupements ont pu être individualisés dans les matorrals et les pelouses. Six peuvent être considérés comme spéciaux à la région. Ce sont le *Cisto-Telmeum* des quartzites sédimentaires des sommets du jbel El-Kest ; le *Cisto-Genistetum feroxis* qui le précède en altitude ; le *Bupleuro-Achilleetum* des vallonnements du jbel Akhim et l'*Ormenio-Marrubietum* des amas d'éboulis à peine fixés du même massif. S'y ajoutent le *Pistacio-Mayenietum* de la cuvette d'Aouzioua et l'*Helianthemo-Fumaneum* des marnes portlandiennes des Ida-ou-Tanane.

Pour ce qui concerne les associations des cultures, deux sur sable (*Bromo-Sclerosciadietum* et *Limonio-Malcolmietum*) et trois sur limon (*Chenopodio-Sonchetum*, *Launoe-Volutaretum*, *Stipo-Notoceretum*) ont été définies ou retrouvées, traduisant des variations écologiques ou correspondant à des stades d'évolution progressive vers la steppe.

Le milieu dunare et le milieu salé ont fait l'objet d'une étude moins approfondie ; du reste, ils ne couvrent pas de grandes surfaces. Dans chacun, trois associations ont été décrites : le

Chrysanthemo-Senecietum, le *Bubonio-Centaureetum*, l'*Ononido-Helianthemetum* pour les dunes et l'*Arthrocnemetum*, le *Suaedetum* et le *Salsoletum* pour le milieu salé.

Les relations entre espèces d'un part et variables du milieu d'autre part ont été appréhendées pour une trentaine de taxons à la fois par l'observation des aires de répartition et par les profils écologiques. Cette dernière technique peut paraître séduisante, mais l'inventaire des variables écologiques reste toujours incomplet et il est complexe ; si on retient de nombreuses variables, elles peuvent être redondantes et pas toujours discriminantes ; à l'inverse, si on en réduit le nombre, on risque d'en supprimer arbitrairement d'importantes.

Quoi qu'il en soit, cette technique montre que, quelle que soit la région étudiée, l'information apportée seulement par les variables en rapport avec la situation géographique (altitude, longitude, latitude). Les relations mises en évidence sont indirectes, car les variables agissent par le biais du climat général, ce qui rend malaisé de saisir l'influence de chacune d'elle, bien qu'à ce niveau de perception les variables stationnelles n'influent pas sur la distribution des espèces.

Ainsi ont été mises d'abord en évidence, d'une part des espèces à distribution océanique (Arganier, Euphorbes macaronésiennes, Gommier, etc.), d'autre part des espèces à distribution continentale (Armoise blanche, *Launaea acanthoclada*, etc.). A ces deux groupes, s'ajoutent les vicariants écologiques régionaux (*Thuya*-Génévrier de Phénicie, *Lavandula dentata* — *L. mairei*, *L. pedunculata*, etc.).

Ensuite, a été précisé le tempérament écologique de chacune. Par exemple, les deux Euphorbes macaronésiennes, l'Arganier, *Rhus tripartitum* et *Acacia gummifera* sont les espèces les plus océaniques. Les deux dernières sont moins xériques que les trois premières, qui, elles-mêmes, le sont un peu moins que le Jujubier. Les cinq espèces sont moins hygrophiles que le *Thuya*, le Caroubier, le Lenticque et l'Oléastre. Le *Thuya* est l'espèce la plus sensible à l'océanité, puisque sa limite altitudinale inférieure coïncide avec la limite supérieure moyenne des brumes océaniques. Au-dessous de cette limite lorsqu'il existe, le *Thuya* est toujours en position interne, bien abrité de l'influence océanique. Au-dessus de la limite des brumes, c'est l'augmentation de la pluviométrie qui limite son extension au profit du Chêne vert.

Il a été alors possible de comprendre la répartition de ces espèces, à la fois dans le Sous et le Haouz et de montrer que c'est d'abord l'océanité qui régle dans le SW marocain la répartition des principales essences. Dès que les influences océaniques s'atténuent, c'est le jeu des variables hydriques et thermiques qui régle la répartition des espèces. Par exemple, l'arémisiaie de l'Anti-Atlas correspond à un climat caractérisé par de larges fluctuations saisonnières et quotidiennes, principalement thermiques, et de faibles précipitations. De la même façon, l'apparition du Chêne vert dans le Haut Atlas correspond à une diminution sensible de la température, qui se conjugue au contraire avec une augmentation des précipitations.

L'étude des relations de filiation entre les groupements végétaux pose un réel problème : les observations révèlent, essentiellement dans la zone aride, une absence à peu près totale de dynamisme progressif, au moins autant déterminé par le climat que par l'homme, rendant fort difficile leur hiérarchisation sérielle. Les unités décrites témoignent des variations du couvert végétal ; elles doivent être considérées

comme des structures stables, pratiquement en équilibre avec les conditions du milieu. Elles sont le résultat de l'entrecroisement stationnelle des facteurs biotiques et abiotiques, plutôt qu'une expression dynamique de la formation. De la sorte, on peut souvent admettre qu'elles représentent un subclimax. Si ces conceptions sont moins synthétiques que l'habituelle notion de série, elles offrent l'avantage de «coller» exactement au terrain et de supprimer tout facteur subjectif d'interprétation idéaliste.

L'ensemble des résultats peut être regroupé enfin aux niveaux phytosociologique et biogéographique.

Du point de vue phytosociologique, les associations correspondant à l'étage altitudinal de l'Arganier sont réunies dans un ordre nouveau, celui des *Acacio-Arganietalia*. La valeur phytosociologique de la steppe à Armoise blanche demande à être précisée. On pourrait être tenté d'envisager cependant la création d'une alliance spéciale à la région qui serait caractérisée par le groupe d'espèces suivantes : *Artemisia herba-alba*, *Lamanea acanthioclada*, *Convolvulus trachelium*, *Echium pycnanthum*, *Stipa parviflora*, *Stipa barbata* et *Buffonia mauritanica*.

Les groupements se distribuent en quatre étages : inframéditerranéen, thermoméditerranéen, mésoméditerranéen et méditerranéen supérieur.

Ce sont les valeurs de $m(1)$ qui ont été utilisées pour définir les étages altitudinaux de végétation. Il ne s'agit toutefois que d'une approximation car il est clair qu'elle ne sont en aucune façon susceptibles d'être utilisées à elles seules pour définir les étages altitudinaux de végétation. D'ailleurs, tout laisse penser que la définition des étages altitudinaux de végétation doit prendre en compte non pas une, mais l'ensemble des variables essentielles au développement du végétal ; l'étage en exprime-t-il en quelque sorte la synthèse.

La carte des climax de végétation montre que l'Arganier joue dans la région le rôle primordial dans la strate arborée de la végétation. A l'intérieur de cette formation comme des autres, il est possible de reconnaître des tonalités différentes correspondant soit à des types de substrats particuliers, soit à des conditions climatiques différentes.

Au plan biogéographique, tous les faits permettent de proposer une subdivision de la région en domaines, secteurs et districts floristiques.

La plus grande partie de la dition se situe dans le domaine méditerranéen nord-africain. Il comprend les plaines, les piémonts ainsi qu'une grande partie des pentes des Atlas. On peut y reconnaître trois secteurs, sept sous-secteurs et onze districts. Le domaine steppique nord-africain est caractérisé par un endémisme prononcé et coïncide avec la steppe à Armoise blanche. Le secteur marocain macaronésien a une végétation qui rappelle celle des Canaries. Il n'intéresse que la côte atlantique. Le domaine montagnard ouest-méditerranéen ne touche que quelques hauts massifs éruptifs de l'Anti-Atlas ; à cause de son climat, il doit être nettement séparé du reste de la région.

Bernard ROUSSEL. — *Étude phytosociologique des bas-fonds inondables d'une région sahélienne du Niger, l'Ader Douchi.* Thèse d'Université, Clermont II, soutenue le 31 mars 1983. JURY : MM. J.E. LOISEAU, J.P. BASSOT, J.C. COURDURON, H. GILLET, P. LAPADU-HARGUES, Melle M. TORT.

Première investigation phytosociologique réalisée dans l'Ader Douchi, région du Niger située entre 13°30' et 15°30' de latitude nord, notre travail concerne les bas-fonds inondables, bien représentés dans la dition et d'un intérêt particulier, tant sur le plan scientifique que sur celui de l'économie régionale. Utilisant la méthode sigmatiste classique, nous avons cherché à individualiser les groupements végétaux fondamentaux susceptibles d'être assimilés à des associations végétales. On avait rarement effectué une telle tentative dans le domaine sahélien où elle se heurte à des difficultés importantes.

La première partie du mémoire présente le cadre régional et fournit une synthèse des données existantes sur le milieu physique (climat, géologie, hydrologie, pédologie). La deuxième partie, plus volumineuse, concerne nos recherches phytosociologiques et écologiques. La composition floristique des groupements typiques est établie. Les stades de dégradation et les végétations de transition n'ont pas été négligés. 21 tableaux sont présentés. Les particularités biologiques et phytogéographiques des phytocénoses, leurs affinités avec des végétations connues, la dynamique de la couverture végétale et les caractères des biotopes sont précisés.

Des 18 grands ensembles individualisés (12 groupements, 6 sous-groupements), 6 sont originaux et 3 peuvent être tenus — dans l'état actuel des connaissances — pour endémiques de l'Ader Douchi.

4 ensembles peuvent être assimilés à des associations végétales et 2 à des sous-associations. En revanche, cette assimilation ne peut être envisagée pour 12 ensembles qui manquent d'homogénéité floristique ; les causes de l'hétérogénéité sont discutées et des suggestions faites en vue de la poursuite des recherches sur ce sujet.

Une liaison étroite entre la végétation et le substrat a été reconnue. A côté des conditions hydriques dont l'importance est primordiale, les facteurs pédologiques jouent un rôle capital dans la réalisation des groupements. Nos recherches soulignent également l'intensité actuelle de la pression anthropozoenne (dégradation et rudéralisation de la végétation).

La liste des 359 taxons rencontrés au cours de nos prospections dans le département de Tahoua est fournie *in fine*.

F. LIEUTIER. — *Les Nématodes associés aux principaux Scolytidae ravageurs français. Étude de la maturation des adultes d'*Ips sexdentatus*, action des Nématodes parasites sur ce Scolyte.* Thèse d'État soutenue le 22 avril 1983 à l'Université de Paris VI. JURY : M. LAMOTTE, P. CASSIER, C. CHARARAS, C. DESCOINS, J. LEVIEUX, P. PESSON, M. RITTER, D. SCHVESTER. 235 p. 14 fig. hors texte, bibliographie 17 p.

Parmi la foule des organismes vivant dans les galeries des Scolytides, les Nématodes occupent une place de choix dans le

(1) m : moyenne des minimums du mois le plus froid (janvier ou décembre)

nombre des espèces et la diversité de leurs adaptations. Or, les Scolytides représentent sans doute le groupe d'insectes auquel est associé le plus grand nombre d'espèces de Nématodes. Par conséquent, les associations Scolytes-Nématodes présentent un intérêt particulier pour l'étude des relations hôte-parasite, d'autant plus que ce domaine est resté relativement peu exploré par comparaison avec le problème des relations insectes-insectes. En outre, les Scolytes sont de redoutables ravageurs forestiers contre lesquels on dispose de peu de moyens de lutte ; il est donc très utile de définir si certains de leurs associés possèdent quelque aptitude à être utilisés comme auxiliaires biologiques. Par ailleurs, ce travail conduit à étudier de façon approfondie la maturation des adultes d'*Ips sexdentatus*, à laquelle très peu d'études ont été consacrées.

I — SYSTÉMATIQUE ET BIOLOGIE DES NÉMATODES ASSOCIÉS AUX PRINCIPAUX SCOLYTIDAE FRANÇAIS

Les Nématodes des quatre plus importants Scolytidae français sont répertoriés et quatre espèces nouvelles sont décrites. Les résultats confirment la grande richesse nématologique des galeries de Scolytides, due au microclimat particulier, à la nourriture variée de ce milieu, au mode de ponte exclusivement sous-cortical des insectes et à l'absence de contact entre Scolytides d'espèces différentes. Alors que les espèces de Nématodes sont prouvées d'une assez grande spécificité, au contraire les genres sont en général très ubiquistes ; l'adaptation de ces animaux au parasitisme est probablement très ancienne et la spécificité des associations tient sans doute à la différenciation et à l'isolement écologique ultérieur des hôtes.

La biologie des Nématodes associés à *I. sexdentatus* est étudiée de façon approfondie. Parmi les espèces phorétiques, *Micoletzki sexdentati* et *Cryptaphelenchus macrogaster* se localisent sous les élytres, tandis que *Bursaphelenchus silvestris* se trouve dans les trachées de l'hôte. Les larves de *Parasitaphelenchus ipsophila* (Rhabditidae) sont parasites du tube digestif des adultes d'*I. sexdentatus* chez lesquels elles ne paraissent pas évoluer. Les larves de troisième stade de *Parasitaphelenchus* sp. et de *P. sexdentati* (Aphelenchoïdidae) contiennent le Scolyte au stade larvaire. Elles se localisent dans sa cavité générale et y évoluent jusqu'au 4ème stade, pendant que l'insecte, devenu adulte, termine sa maturation de préessaimage.

C'est au stade de femelle fécondée que *Contortylus diplogaster* (Allantonematidae) s'introduit dans les larves d'*I. sexdentatus*. Alors que tous les *Contortylus* et en particulier *C. diplogaster*, sont décrits comme parasites de l'hémocoel de leur hôte, les recherches conduites ici permettent de préciser que ce Nématode est en fait localisé, pendant la plus grande partie de son développement, à l'intérieur même du tissu adipeux de son hôte, dans une capsule cellulaire formée à partir de ce tissu. C'est là que les femelles parasites mûrissent leurs oeufs, pondent et que les larves effectuent leur développement jusqu'au 3ème stade. Après l'essaimage du Scolyte, les capsules éclatent et les larves parasites se répandent dans la cavité générale de l'hôte ; elles sortent par les voies digestives ou génitales. La localisation de *C. diplogaster* dans le tissu adipeux du Scolyte constitue une originalité dans la famille

des Allantonematidae. Les caractères généraux des contaminations et l'évolution du Nématode dans son hôte ont pu être précisés.

Il n'y a aucune relation entre le parasitisme du tube digestif d'une part et celui de la cavité générale ou du tissu adipeux d'autre part, mais une incompatibilité existerait entre *P. sexdentati* et *C. diplogaster*, à partir du moment où les larves de ce dernier ont éclos.

II — ÉTUDE DE LA MATURATION DES ADULTES D'*I. SEXDENTATUS*

Elle sert de témoin à l'étude des insectes parasités et permet en même temps d'apporter un certain nombre de faits nouveaux en ce qui concerne la maturation des Scolytides en général. Son pris en considération les aspects macroscopiques (volume, poids, taille) et biochimiques (protéines, acides aminés, glucides) de l'hémolymphe, des ovaires et du tissu adipeux, depuis la mue imaginaire jusqu'à la ponte du premier oeuf. Une étude histologique des ovaires et du tissu adipeux est également effectuée.

1 — La maturation de préessaimage et l'essaimage

Durant les premiers stades de la vie adulte, pendant la période d'alimentation, des réserves importantes de protéines, de glucides et de lipides se constituent dans l'hémolymphe ou le tissu adipeux. Pendant cette phase, celui-ci est très développé, ainsi que le prouvent son poids élevé et la place qu'il occupe sur les coupes histologiques.

Vient ensuite une période sans nutrition, constituée d'une phase de jeûne, suivie du vol d'essaimage. Au cours de cette période, le Scolyte puise dans ses réserves l'énergie nécessaire à ses activités ; ce sont alors principalement les glucides qui sont consommés, le glucose d'abord, le tréhalose ensuite. On ne note cependant pas de répercussions trop profondes sur la teneur en sucres de l'hémolymphe par suite d'une régulation par le tissu adipeux ; ce dernier est par contre sérieusement affecté par la diminution de ces composés. Les lipides sont moins utilisés, sans doute par suite de la faible durée du vol dans les conditions expérimentales. Des protéines sont également consommées ; pendant le même temps, une synthèse protéique en liaison avec la vitellogénèse semble se produire.

2 — La maturation des ovaires et la vitellogénèse

Au moins 5 protéines hémolympatiques, de poids moléculaire moyen, sont retrouvées dans les ovaires sans modifications sensibles ; certaines autres, de faible poids moléculaire, peuvent sans doute leur être adjointes. Trois de ces cinq protéines, appelées H6, H9 et H10 étaient déjà concernées par les besoins du jeûne et du vol. Les deux autres, H8a et H10', respectivement incorporées en O4a et O7', ne sont concernées que par la maturation des ovaires. Ce sont des protéines femelles incorporées sélectivement, qui peuvent être qualifiées de vitellogénines, O4a et O7' étant les vitellines correspondantes. Il est toutefois possible que H10' ne soit qu'un produit de dégradation de H8a. Toutes deux sont des glycolipoprotéines de poids moléculaire compris entre 300.000 et 450.000 pour H8a et entre 150.000 et 300.000 pour H10'. Une glycoprotéine du tissu adipeux, de poids moléculaire compris entre

90.000 et 150.000 pourrait être leur précurseur.

Le développement ovarien s'effectue en trois phases :

- La première phase de maturation lente, sans vitellogénèse, commence aux premiers stades de la vie adulte et dure jusqu'à la fin de la période d'alimentation. Elle se caractérise par une croissance lente des ovaires et de l'ovocyte le plus mûr et par des cellules folliculaires à cytoplasme non ou peu basophile, disposées en épithélium régulier. Les protéines H6, H9 et H10 passent dans les ovaires à un rythme très lent. La vitellogénine est absente de l'hémolymphe ; elle n'y apparaît qu'à la fin de cette phase.

- La deuxième phase commence à l'essaimage, peut-être au cours du stade de jeûne qui précède, avec le début de l'incorporation de la vitellogénine dans les ovaires. Cette incorporation s'ajoute à celle de H6, H9 et H10 mais elle se fait lentement, comme celle des sucres. C'est la phase de vitellogénèse lente ; elle dure jusqu'à la 12ème heure après l'accouplement. Pendant ce temps, les cellules folliculaires montrent des signes de grande activité ; leur forme évolue pour devenir sphérique, leur RNP augmente et leur cytoplasme prend un caractère fortement basophile. La croissance des ovaires et de l'ovocyte terminal reste très faible.

- La troisième phase correspond à une accélération importante et brutale de l'incorporation de la vitellogénine et des sucres. Elles atteignent son apogée vers la 18ème heure, la ponte débutant vers la 18ème ou la 24ème heure après l'accouplement. La croissance de l'ovocyte terminal est considérable, de même que l'augmentation du poids des ovaires. Les cellules folliculaires s'aplatissent, leur cytoplasme reste toujours fortement basophile ; c'est à ce moment que débute la formation du chorion.

L'accélération brutale de la vitellogénèse correspond certainement au fait que les ovaires en maturation doivent atteindre un état physiologique particulier pour que puisse démarrer l'incorporation massive de la vitellogénine et des sucres. Les modifications importantes des cellules folliculaires suggèrent que le stade physiologique en question doit être lié à l'évolution de ces cellules.

III — ACTION DES NÉMATODES PARASITES SUR *I. SEXDENTATUS*

Les mêmes paramètres que pour la maturation des insectes témoins sont retenus. Y est ajoutée une étude sur la mortalité, l'essaimage et la ponte.

A — ACTION DE *P. IPSOPHILA*

La présence de ce Nématode dans le tube digestif d'*I. sexdentatus* provoque une destruction des microvillosités et une vacuolisation du cytoplasme des cellules de l'épithélium intestinal, dans la zone où sont localisés les parasites. Ces dégâts semblent ne correspondre qu'à une action mécanique due aux déplacements des Nématodes. Il s'ensuit une modification de l'absorption intestinale, se traduisant par une légère baisse de la concentration des protéines dans l'hémolymphe ; les acides aminés et les sucres ne sont pas modifiés. Cependant aucune

répercussion n'est visible sur les réserves du tissu adipeux et sur l'incorporation des protéines dans les ovaires.

Si donc l'action mécanique de *P. ipsophila* paraît considérable au niveau de l'épithélium digestif, ses conséquences sur la physiologie du Scolyte sont par contre très limitées. Cette apparente contradiction trouve une explication dans la localisation préférentielle des Nématodes et par suite de leurs dégâts, dans la partie terminale du mésentéron. En conséquence aucune mortalité n'a pu être notée chez les populations-hôtes ; seul existe un très léger retard dans l'essaimage et le démarrage de la ponte mais il n'a pas de répercussions sur le développement et la fécondité de l'insecte.

Dans la nature, ce parasitisme a probablement une action faible, sinon nulle, sur la dynamique des populations du Scolyte. Du point de vue de ses conséquences sur l'hôte, comme du point de vue de la biologie du parasite, un tel parasitisme paraît donc assez proche de la phorésie.

B — ACTION DES PARASITAPHELENCHUS ET DE *C. DIPLOGASTER*

1 — Types de parasitisme des deux catégories de Nématodes dans le Scolyte

Les *Parasitaphelenchus* sont localisés dans l'hémocoel et peuvent être la cause d'une certaine destruction mécanique du tissu adipeux ; l'essentiel de leur action semble cependant s'exercer aux dépens des substances présentes dans l'hémolymphe.

La femelle parasite de *C. diplogaster* induit, dès sa pénétration, une hypertrophie des cellules du lobe adipeux dans lequel elle se trouve et provoque leur transformation en syncytium (capsule adipeuse), ce qui rappelle l'action de certains Nématodes parasites de végétaux. Dans le cas d'*I. sexdentatus*, cette transformation semble due à une rupture des membranes cellulaires, suivie d'une sorte de division amitotique en tétrade des noyaux et d'une dégénérescence de certains de ceux-ci. La ponte de la femelle de Nématode et l'éclosion des larves ont lieu ensuite à l'intérieur de la capsule. La maturation de la femelle parasite, puis celle des jeunes Nématodes, s'effectuent sans doute aux dépens du cytoplasme et des noyaux de la capsule, ainsi que de substances absorbées à partir de l'hémolymphe.

2 — Action et mode d'action au niveau glucidique

Le mode d'action des 2 types de Nématodes apparaît semblable. Seule, une différence d'importance des préjudices causés à l'insecte se dégage, *C. diplogaster* étant responsable des dégâts les plus graves. Les Nématodes absorbent certainement du glucose et peut-être du tréhalose à partir de l'hémolymphe, tandis que, par dégradation prioritaire du glycogène, le tissu adipeux régule la concentration hémolympatique. Les réserves glucidiques du tissu adipeux en sont considérablement réduites ; la perturbation de l'incorporation et du stockage dans les ovaires, affecte tous les sucres.

3 — Action et mode d'action au niveau protéique

Les *Parasitaphelenchus* utilisent certainement de préférence des petites molécules, telles que les acides aminés, mais sont peut-être capables d'absorber aussi quelques macromolécules. Les acides aminés consommés proviennent vraisemblablement

blement à la fois du tissu adipeux et de l'alimentation de l'hôte. En conséquence, les réserves protéiques du tissu adipeux sont très diminuées. Il s'ensuit une perturbation non spécifique de l'incorporation des protéines dans les ovaires, correspondant une évolution ralentie des cellules folliculaires.

L'action de *C. diplogaster* relève par contre de modalités tout à fait différentes

Ce Nématode semble provoquer une stimulation non spécifique de la synthèse et de la sécrétion des protéines par l'ensemble du tissu adipeux, ce qui entraîne une augmentation de la quantité de toutes les protéines de l'hémolymphe. Comme les *Parasitaphelenchus*, *C. diplogaster* est peut-être capable d'absorber quelques macromolécules mais l'essentiel de son prélèvement consiste certainement en des molécules de petites tailles, en particulier des acides aminés. Ceux-ci résulteraient d'une dégradation en grande partie non spécifique des protéines de l'hémolymphe. Deux glycoprotéines supplémentaires apparaissent chez les insectes parasités par *C. diplogaster* ; leur fonction n'a pu être précisée mais l'une d'entre elles au moins ne résulte pas de la dégradation d'un précurseur présent dans l'hémolymphe ou le tissu adipeux.

Les réserves protéiques du tissu adipeux sont fortement diminuées. Ce Nématode ne semble perturber l'incorporation d'aucune protéine dans les ovaires. Cette incorporation serait possible, grâce à la forte concentration hémolympatique, malgré le retard d'évolution des cellules folliculaires

4 — Conséquences au niveau des populations-hôtes

Malgré leurs modalités d'action différentes les deux types de parasites sont causes d'effets semblables.

La mortalité atteint 50 % des insectes parasités par *C. diplogaster* et 45 % de ceux parasités par les *Parasitaphelenchus*. Le retard de développement des insectes parasités se manifeste par un essaimage retardé de 3 à 4 jours dans les conditions naturelles mais, par suite du brassage des populations qui intervient à ce moment, aucun retard n'est décelable lors de l'attaque des arbres. La ponte est fortement perturbée. Elle démarre plus tard et s'arrête plus tôt que celle des insectes non parasités ; la densité des oeufs est moins élevée. Il s'ensuit une baisse de fécondité estimée à 50 %. Aucun cas de stérilité totale n'a cependant été remarqué.

IV — CONCLUSIONS

Cette étude a permis de dégager un certain nombre de faits nouveaux quant à la maturation des adultes de Scolytides, à la biologie des Nématodes parasites et aux relations liant ces deux organismes.

Sur ce dernier point, des phénomènes complexes sont en jeu. Plusieurs substances doivent être sécrétées par les Nématodes et leur mode d'action au niveau de l'hôte, en particulier sur le système neuroendocrinien et les cellules folliculaires, mériterait une étude approfondie, qu'il n'a pas été possible d'aborder dans le cadre de ce travail.

Les *Parasitaphelenchus* et *C. diplogaster* ont une action régulatrice certaine sur les populations naturelles de Scolytidae. Il doit être possible d'améliorer cette régulation en intensifiant le taux de parasitisme.

ANALYSES D'OUVRAGES

Dr. Einhard BEZZEL. — *Vögel in der Kulturlandschaft*. Institut für Vogelkunde Garmisch - Partenkirchen. 350 pages, 116 figures et 62 tableaux. — D M. 88. Janvier 1982. Edit. Eugen ULMER, Postfach 700561, 7000 Stuttgart 70.

Il faut entendre par «Kulturlandschaft» tous les milieux ou écosystèmes plus ou moins modifiés ou exploités par l'homme, allant par exemple des prairies naturelles et des forêts aux lacs de barrage, aux cultures intensives, aux zones industrielles et urbaines. L'étude des peuplements d'oiseaux dans ces milieux est abordée sous un aspect global, prenant en considération les caractères adaptatifs des espèces, leur abondance et leur répartition, cela en utilisant de façon statistique les innombrables données des ornithologistes de terrain. L'auteur ne prétend nullement traiter le problème de façon exhaustive, d'une part en ne développant pas certains aspects fondamentaux de l'écologie animale (dynamique des populations, répartition, comportement...) ; d'autre part, en limitant l'étude à une zone de l'Europe moyenne, subdivisée en quadrats de 300 km de côté (du Danemark à la zone Rhône-Alpes, du Pas de Calais et du Centre de la France à la Pologne, Tchécoslovaquie, Autriche, nord de l'Italie, portion de la Yougoslavie).

A noter aussi que l'ouvrage ne prend pas en considération, ou seulement de façon occasionnelle et marginale les milieux marins côtiers ou insulaires, ainsi que les grandes étendues d'eaux continentales lieux de rassemblement et de repos d'oiseaux aquatiques ; il traite essentiellement des oiseaux nicheurs, laissant de côté les hôtes de passage et les hivernants.

L'ouvrage comporte une très importante bibliographie (30 pages, environ 800 titres), parmi laquelle prédominent évidemment les auteurs de langue allemande. De nombreux tableaux ou relevés sont présentés en annexes (30 pages). Il existe un index des mots-clés relatifs aux divers sujets développés ou évoqués dans le texte, mais on apprécie surtout le relevé des espèces d'oiseaux citées, avec une double entrée par le nom latin et par le nom vulgaire en allemand. Ce dernier index était indispensable car dans l'ouvrage tous les oiseaux sont cités sous leur nom vernaculaire en langue allemande.

On peut maintenant présenter le plan de l'ouvrage et son contenu.

Celui-ci est divisé en 10 chapitres. Les deux premiers exposent les objectifs et les limites du livre, et définissent les divers aspects du «Kulturlandschaft», soulignant en particulier la rapidité des transformations actuelles.

Les chapitres 3 et 4 présentent, en un peu moins de 20 pages,

les critères ou particularités utilisés pour la description de l'évolution des peuplements d'oiseaux dans l'espace et dans le temps. En résumé, environ 275 espèces d'oiseaux se reproduisent en Europe moyenne et dans les territoires voisins. Des tableaux et relevés, reportés en annexes, présentent, souvent par référence aux quadrats de la carte géographique initiale, le statut des diverses espèces, concernant leur abondance, leur fréquence, leur dominance, ou encore comparant entre eux des types écologiques : oiseaux nichant au sol ou dans les arbres, oiseaux chanteurs ou non chanteurs, sédentaires ou migrateurs etc.

Le chapitre 5, un des plus importants du livre (pp. 42-102), traite de l'évolution séculaire de l'avifaune en Europe moyenne. Diverses données historiques permettent de retracer, parfois bien au-delà du début de l'ère chrétienne, le statut d'abondance ou de rareté, d'extension ou de régression géographique, de croissance ou de déclin de certaines espèces, et cela en rapport avec l'intensité des défrichements forestiers et le développement de l'agriculture. Des exemples sont donnés pour diverses régions d'Allemagne, mais aussi pour le Danemark, la Scandinavie, l'Angleterre, l'Irlande.

Des diagrammes, courbes, tableaux ou relevés annexes, tentent de présenter le bilan de l'avifaune, dans divers secteurs de la zone géographique prospectée, de 1850 à 1980, par référence à des périodes variant de 50 à 30 ou 20 ans. Pour cela on utilise des échelles de valeur, positives ou négatives (+ 3 à - 3) exprimant divers degrés d'expansion, d'abondance ou de fréquence par opposition à des degrés de réduction de l'aire habitée ou de rareté de l'espèce pouvant aller jusqu'à sa disparition. Un important tableau, occupant 3 pages de l'ouvrage (pp. 51-53), établit ainsi, sous forme de diagrammes, le bilan positif ou négatif, c'est-à-dire la tendance à croître et s'étendre ou à se réduire en nombre et se restreindre en surface, de 162 espèces d'oiseaux nicheurs d'Europe moyenne, de 1850 à 1980.

De tels bilans sont aussi établis en considérant des groupes systématiques ou écologiques particuliers (oiseaux chanteurs ou non chanteurs, oiseaux prédateurs, oiseaux aquatiques, oiseaux nichant au sol...).

Sont enfin analysées les causes des variations à long terme enregistrées : climat, exploitation intensive des terres, des forêts, activités récréatives et touristiques, pollution et transformation des milieux etc. Bien entendu il existe des espèces qui bénéficient de certaines des conditions nouvelles créées par l'homme. L'auteur souligne à ce propos que l'amélioration de la productivité des eaux (eutrophisation) accroît la biomasse des oiseaux aquatiques sur les lacs de Haute Bavière, mais réduit le nombre d'espèces de cette avifaune particulièrement.

Bien sûr la «Protection des Oiseaux» est un facteur humain compensateur, sommairement évoqué ici, mais surtout ce chapitre se termine par la présentation d'une série d'exemples relatifs à la dynamique des populations de certaines espèces, au cours du XXème siècle, en rapport avec des éléments plus ou moins bien connus de la transformation des milieux (climat, niveau de l'eau, qualité de l'eau, méthodes culturales etc.). Citons parmi ces exemples : diverses espèces de Grèbes, de Hérons et d'Aigrettes, de Canards et sarcelles, d'Autour, d'Épervier, des Busards et Faucons, des Corvidés, Moutettes, Hirondelles, Pies-Grèches. On notera plusieurs graphiques relatifs à la régression du Tetra-lyre en Bavière (1968-78) et dans le Bade-Wurtemberg (1800-1980). Sont aussi évoqués les cas d'espèces en extension : Etourneau, Tourterelle turque.

On brosse enfin une comparaison régionale des bilans et tendances de l'avifaune en fonction notamment de la nature des biotopes disponibles (agricoles, forestiers, montagnards, lacustres, urbains ou industriels) et de leur extension en surface. À noter que l'on prend aussi en considération le taux de renouvellement des espèces par périodes de 10 à 20 ans.

Les chapitres 6, 7 et 8 (pp. 102-172) complètent ces données générales en considérant d'autres critères des populations aviaires en particulier leur dynamique saisonnière et à court terme (chap. 6); l'incidence des transformations cycliques des milieux cultivés ou forestiers sur la richesse en espèces (chap. 7). C'est à ce chapitre que l'on trouve cités les travaux des ornithologistes français : FERRY et FROCHOT, BLONDEL, LEBRETON, YEATMAN; la fréquence et la répartition des espèces, avec la notion d'indice de dominance et l'établissement d'un rang d'ordre des espèces selon les biotopes ou les zones géographiques (chap. 8). Un problème particulier est évoqué dans ce chapitre 8, relatif à la difficulté de comparer des données-échantillons portant sur des surfaces fort différentes. L'étude de plus de 25.000 données recueillies en Europe moyenne, montre que, jusqu'à une certaine limite supérieure, l'abondance est fonction de la surface étudiée, selon une régression non linéaire, fonction du type $y = axb$, qui permet d'évaluer y ou indice d'abondance d'une espèce pour une surface standard de 100 ha ou 100 km² (cas des rapaces). De nombreux diagrammes, courbes ou tableaux donnés dans le texte ou en annexes sont basés sur cette analyse. Il en découle enfin des remarques critiques sur la notion d'aire minimale dont a besoin une espèce pour maintenir ses populations.

Le chapitre 9 (pp. 173-255) présente alors l'étude de quelques biotopes des milieux anthropisés et leurs avicénoses. Sont considérés d'une part les milieux urbains et industriels, d'autre part les milieux cultivés. Font l'objet de sous-chapitres particuliers : les milieux forestiers, les terrains d'exploitation minière (extraction, déblais).

Les caractères de «synanthropie» de l'avifaune des villes (zones résidentielles, parcs, cimetières, jardins publics etc.) sont brièvement analysés. Des tableaux ou graphiques se rapportent à des études menées dans des villes comme Londres, Hambourg, Helsinki, Munich. Une large bibliographie est citée, soit relative aux villes étudiées, soit à des espèces particulières.

Pour les milieux agraires on trouve les subdivisions suivantes : oiseaux nidifiant au sol ; oiseaux des labours et des prairies, oiseaux des haies, des bosquets, des jachères, des villages, enfin faune aviaire des étangs de pisciculture.

À propos des forêts et de leur avifaune, on souligne la prédominance des oiseaux chanteurs, le rôle de la nature et de la structure du peuplement végétal ; on décrit les biotopes types du Coq de bruyère et de la Gélinotte, ainsi que les biotopes préférés des différentes espèces de Pies. Sont présentés, à titre d'exemple les études de divers auteurs allemands : MULSOW (1977) sur l'avifaune d'une forêt de Hêtre rouge du nord de l'Allemagne ; VIDAL (1975) comparant les populations d'oiseaux de divers types de forêts dans la région de Regensburg ; TOMIALOJC et PROFUS (1977) sur les forêts urbaines et rurales de Breslau et de ses environs ; OELKE (1980) sur l'avifaune nicheuse des forêts de Pins à travers l'Europe, des Alpes à la Scandinavie ; ERDELEN (1978) précisant les habitats préférés de quelques espèces forestières en fonction de la hauteur de l'arbre et du degré de recouvrement ; enfin le travail de notre collègue français THIOUILLAY (1978) sur les guildes d'ordre alimentaire parmi les oiseaux des forêts mixtes de la bordure alpine. (A noter que les travaux de BLONDEL et ceux de FERRY et FROCHOT ont été évoqués dans un chapitre antérieur)

L'ouvrage se termine par un 10ème chapitre (pp. 255-269) soulignant l'intérêt des recherches ornithologiques pour les projets de planification, évaluation et utilisation de l'environnement. On examine ici les divers critères utilisables pour évaluer et classer les biotopes aviaires : espèces indicatrices, cartographie des stations, classement par «points» des biotopes en fonction de la fréquence d'espèces rares ou menacées, en fonction aussi de la taille des populations, de leur richesse en espèces.

À noter que ce dernier chapitre comporte une annexe exposant les éléments de base de la Protection des espèces.

En résumé, ce livre représente un gros travail de synthèse sur l'avifaune de l'Europe moyenne. Grâce à une correction statistique appropriée des nombreuses données des ornithologistes de terrain, on en tire des indications de portée générale concernant le statut actuel de chacune des espèces observées, pour de grandes régions de l'Europe moyenne. Il tente simultanément d'établir, voire pronostiquer, l'avenir de chacune des espèces d'oiseaux nicheurs dans les milieux les plus modifiés par l'homme. Il n'est pas dans le programme de l'ouvrage de développer l'analyse des causes du processus historique ou évolutif décelé, mais le lecteur se pose nécessairement de telles questions à propos, par exemple, de l'extension des populations d'Etourneaux et de leurs dégâts tant en milieu urbain, agricole ou forestier, ou de la raréfaction, voire de l'effondrement récent des populations de certains oiseaux-gibiers, comme la Perdrix grise et la Perdrix rouge en France.

Cet ouvrage est en fait plus descriptif qu'explicatif ; son grand intérêt réside pour une large part dans l'analyse attentive des données des ornithologistes de terrain. On ne peut à ce propos, que suggérer à nos jeunes chercheurs ornithologistes en cours de formation de faire un effort sérieux pour apprendre ou améliorer leur connaissance de la langue allemande, afin de bénéficier pleinement du très large apport de nos collègues d'outre-Rhin à cette discipline.

P. PESSON

Annual review of Entomology — Volume 28, 1983, 519 pages. Un volume relié, prix : 30 \$. Annual reviews Inc. éditeur, Palo Alto, California 94306, U.S.A.

Ce volume renferme 19 articles qui sont des mises au point avec bibliographie extensive, sur des sujets généraux d'entomologie ayant tous un intérêt écologique. En voici le sommaire :

GORDON PRITCHARD : Biology of Tipulidae. — J.H. LAWTON : Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. — Alvaro WILLE : Biology of the stingless bees. — R. Robin BAKER : Insect territoriality. — Stanley D. BECK : Insect thermoperiodism. — John A. WALLWORK : Oribatids in forest ecosystems. — James E. LLOYD : Bioluminescence and communication in insects. — Kenneth Y. KANESHIRO : sexual selection and direction of evolution in the biosystematics of Hawaiian Drosophilidae. — R. K. WASHINO et C.H. TEMPELIS : Mosquito host bloodmeal identification : methodology and data analysis. — George W. BYERS et Randy THORNHILL : Biology of the Mecoptera. — James L. HARDY, Edwards J. HOUK, Laura D. KRAMER et William C. REEVES : Intrinsic factors affecting vector competence of mosquitoes for arboviruses. — J.M. PASTEELS, J.C. GRÉGOIRE et M. ROWELL-RAHIER : The chemical ecology of defense in Arthropods. — Marvin K. HARRIS : Integrated pest management of pecans. — R. E. STINNER, C.S. BARFIELD, J.L. STIMAC et L. DOHSE : Dispersal and movement of insect pests. — Ronald J. PROKOPY et Elisabeth D. OWENS : Visual detection of plants by herbivorous insects. — FRANCIS G. HOWARTH : Ecology of cave Arthropods. — J. ILLIES : Changing concepts in biogeography. — P.G. KEVAN et H.G. BAKER : Insects as flower visitors and pollinators. — R.G. WIEGERT et C.E. PETERSEN : Energy transfer in insects

lucants : Graminées et pollution par des métaux, insectes et résistance aux insecticides, Lépidoptères mélaniques et fumées industrielles, etc. Il est rappelé que les effets subtils qui affectent des populations peuvent avoir des conséquences écologiques plus graves que les effets létaux. Un chapitre est consacré à la prédiction des effets écologiques des pollutions ; la conclusion est que cette prédiction est encore bien difficile dans l'état actuel de nos connaissances. Cet ouvrage est une bonne synthèse de ce que l'on sait sur un sujet vaste et combien d'actualité.

R. DAJOZ

M. BECKER, J.F. PICARD, J. TIMBAL. — **Les arbres**. Un volume 142 pages. Masson éditeur, «collection verte», 1983.

Rédigé par trois forestiers ce guide est destiné à permettre l'identification des arbres spontanés en France, et des principales espèces introduites. Il comprend tout d'abord des généralités sur l'arbre et la forêt, puis des clés de détermination tenant compte de l'état de l'arbre en été (avec des feuilles) et en hiver (sans les feuilles). La partie principale est une série de fiches descriptives qui pour chaque espèce donnent sur une page les caractères morphologiques, la répartition géographique, les grandes lignes de la biologie et les usages ; sur la page en vis-à-vis une série de photos en couleurs donne l'aspect de l'arbre et les détails caractéristiques (écorce, feuilles, fleurs, fruits). Cet ouvrage semble bien fait et pratique ; il sera utile à tous les naturalistes qui désirent se familiariser avec les arbres. Peut-être aurait-il été utile de mentionner un plus grand nombre d'espèces introduites, un certain nombre de celles que l'on peut trouver plantées dans les villes et les jardins n'étant pas citées

R. DAJOZ

Comme tous les autres déjà parus dans la collection, ce volume des *Annual Review of Entomology* représente une source de documentation très précieuse pour tous ceux qui s'intéressent à la biologie des insectes

R. DAJOZ

F. MORIARTY. — **Ecotoxicology. The study of pollutants in ecosystems**. Un volume relié 233 pages. Prix : 19.50 £. Academic Press, 1983.

L'écotoxicologie (terme récent créé par R. TRUHAUT en 1969) désigne l'étude de l'effet des polluants sur les écosystèmes. On doit remarquer la différence avec la toxicologie qui étudie des effets toxiques sur les individus. Un polluant qui tue la moitié des individus d'une population peut n'avoir qu'un faible rôle écologique et inversement un polluant qui n'a qu'une faible action à l'échelle individuelle peut avoir un rôle écotoxicologique important. En fonction de cette définition l'auteur commence par rappeler quelques notions essentielles sur les populations et les écosystèmes, puis sur la génétique des populations, toujours en rapport avec l'écotoxicologie. Il mentionne par exemple les modifications génétiques qui apparaissent chez diverses espèces mises en présence de pol-

lution. Frederick SARGENT. — **Human ecology. A guide to information sources**. Un volume relié XVI + 293 pages. Prix 44 \$ Gale research Co., Detroit, U.S.A., 1983.

Ce livre se présente sous la forme d'une bibliographie classée et annotée traitant des divers aspects de l'écologie humaine. Les sept sections sont les suivantes : Nature and scope ; the setting ; man-environment interactions ; human adaptability ; man-environment manipulations ; use of resources ; environmental quality ; community health (developed and developing countries) ; health intervention strategies (disease control) developed and developing countries. Le contenu de chaque article ou livre cité est résumé en quelques lignes. Des index très complets (auteurs, titres et sujets) terminent l'ouvrage. Ce livre est incontestablement une bonne source de documentation qui sera utile à tous ceux qui souhaitent se documenter sur les divers aspects de l'écologie humaine

R. DAJOZ

R.M. FULLER (éditeur). — *Ecological mapping from ground, air and space*. Symposium n° 10 de l'Institute of terrestrial ecology tenu à Monks Wood en 1981. Un volume de 142 pages, nombreuses illustrations en noir et en couleurs publié par l'Institute of terrestrial ecology, 68 Hill Road, Cambridge, Grande-Bretagne.

Ce fascicule réunit les communications présentées à un colloque sur le thème de la cartographie écologique et des diverses techniques qu'elle utilise. La consultation de ces articles sera certainement utile à tous ceux qui sont préoccupés par le thème de la cartographie écologique.

R. DAJOZ

A.P.A. VINK. — *Landscape ecology and land use*. Un volume 264 pages. Prix 7,95 £. Longman éditeur, London, 1983.

Il s'agit d'une édition en langue anglaise, revue et augmentée, d'un ouvrage paru un néerlandais. L'écologie des paysages associe l'étude du paysage et les concepts modernes de l'écologie, en particulier celui d'écosystème. Ce nouveau point de vue débouche sur des notions pratiques concernant l'usage des terres, l'écologie des cultures, l'aménagement du territoire, l'écologie urbaine, la dégradation du milieu et sa restauration. Ces divers points de vue sont exposés dans les divers chapitres de ce livre dont la lecture sera d'un grand intérêt en particulier pour tous ceux qui ont la charge de l'aménagement du territoire.

R. DAJOZ

Karl-Heinz KREEB. — *Vegetationskunde*. Un volume relié 331 pages. Prix : 56 marks. Eugen Ulmer éditeur, Stuttgart, 1983.

Cet ouvrage consacré à l'étude de la végétation comprend deux parties. La première expose des notions générales d'écologie, puis expose en détail les méthodes d'étude de la végétation. La deuxième partie est consacrée à la description des différentes formations végétales du globe, dans leur état actuel et au cours de leur évolution historique. Cet ouvrage, bien présenté et richement documenté sera utile à tous les spécialistes de l'écologie végétale.

R. DAJOZ

INSTITUTE OF TERRESTRIAL ECOLOGY. — *Annual Report 1982*. Un volume 149 pages, nombreuses illustrations en noir et en couleurs. Publié par Institute of terrestrial ecology, 68 Hills Road, Cambridge, 1983.

Comme chaque année l'Institute of terrestrial ecology publie le bilan de son activité passée. On consultera avec intérêt ce volume qui, comme ses prédécesseurs, renferme les rubriques suivantes : Forest and woodland ecology ; freshwater and marine ecology ; rehabilitation of disturbed ecosystems ; survey and monitoring ; airborne pollutants ; plant physiology and genetics ; ecophysiology and pollution in animals ; plant population ecology ; autecology of animals ; faunistic studies ; cycling of nutrients ; land classification and land use ; chemical and technical sciences ; systems analysis and biometrics ; culture centre of algae and protozoa. Ce sommaire montre la diversité des sujets abordés. Chaque chercheur fournit un résumé illustré de ses recherches, avec une bibliographie. Le volume se termine par la liste des chercheurs, de leurs thèmes de recherche, et de la liste complète des publications. Un ouvrage indispensable à consulter si l'on veut se tenir au courant de la recherche écologique en Grande Bretagne.

R. DAJOZ

À PARAÎTRE EN JUIN 1984

ÉCOLOGIE DES MILIEUX MONTAGNARDS ET DE HAUTE ALTITUDE

Actes du Colloque international de GABAS, Laruns, France
10-12 SEPTEMBRE 1982

organisé par
l'Université de Bordeaux I et le Muséum National d'Histoire Naturelle

1 VOLUME, 420 PAGES. FIG., TABL., PHOT., 210 X 297 MM — ISBN 2-903694-02-8

PRIX DE SOUSCRIPTION (variable jusqu'au 31 mars 1984) : 280 F Franco
PRIX APRÈS PARUTION : 360 F Franco

Commandes et règlements à :

CENTRE D'ÉCOLOGIE MONTAGNARDE DE GABAS
Université de Bordeaux I — Parc National des Pyrénées Occidentales
F — 64440 LARUNS

CCP 5125 44 G Bordeaux



ELIZABETH KILBERRY. — *Biological control of insect pests*. Symposium of the Entomological Society of America held at Mexico, D.F., in 1952. The volume of 112 pages, illustrated, being one of a series of papers on "The use of insects as biological control agents". Chicago, 1953. 112 pages.

La biologie animale des insectes nuisibles constitue un chapitre qui occupe une place importante dans les études de biologie animale. L'écologie des insectes nuisibles est une branche de la biologie animale qui s'occupe de l'étude de la biologie animale.

E. KILBERRY

ELIZABETH KILBERRY. — *Biological control of insect pests*. Chicago, 1953. 112 pages. 112 pages. 112 pages. 112 pages. 112 pages.

Il s'agit d'une biologie animale qui s'occupe de l'étude de la biologie animale. L'écologie des insectes nuisibles est une branche de la biologie animale qui s'occupe de l'étude de la biologie animale. L'écologie des insectes nuisibles est une branche de la biologie animale qui s'occupe de l'étude de la biologie animale.

E. KILBERRY

ELIZABETH KILBERRY. — *Biological control of insect pests*. Chicago, 1953. 112 pages. 112 pages. 112 pages. 112 pages. 112 pages.

La biologie animale des insectes nuisibles constitue un chapitre qui occupe une place importante dans les études de biologie animale. L'écologie des insectes nuisibles est une branche de la biologie animale qui s'occupe de l'étude de la biologie animale.

E. KILBERRY

ELIZABETH KILBERRY. — *Biological control of insect pests*. Chicago, 1953. 112 pages. 112 pages. 112 pages. 112 pages. 112 pages.

Il s'agit d'une biologie animale qui s'occupe de l'étude de la biologie animale. L'écologie des insectes nuisibles est une branche de la biologie animale qui s'occupe de l'étude de la biologie animale. L'écologie des insectes nuisibles est une branche de la biologie animale qui s'occupe de l'étude de la biologie animale.

E. KILBERRY

ÉCOLOGIE DES MILIEUX MONTAGNARDS ET DE HAUTE ALTITUDE

Actes du Colloque International de GARA, France, 1952. 1952. 1952. 1952. 1952.

Le Directeur de la Publication : G. RICOU

Tous droits de traduction, d'adaptation et de reproduction par tous procédés réservés pour tous pays

La loi du 11 mars 1957 n'autorisant, aux termes des alinéas 2 et 3 de l'article 41, d'une part, que les copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, « toute représentation ou reproduction intégrale ou partielle, faite sans le consentement de l'auteur ou des ayants-droits ou ayants-cause, est illicite » (alinéa 1er de l'article 40).

Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles 425 et suivants du Code pénal.

Photocomposition-Maquette, Ch. LHÉRIER - COMPO-SCIENCE, 34270 Les Matelles
Imprimerie TECHNIOFFSET, 34680 St. Georges d'Orques — Imprimé en France.
Numéro d'inscription à la Commission Paritaire : 50062

INSTRUCTIONS AUX AUTEURS

Seuls les membres de la Société à jour de leur cotisation peuvent publier dans le Bulletin. Dans tous les cas les articles proposés seront soumis à un Comité de Lecture composé par le Conseil de la Société d'Écologie. Sauf dérogation spéciale les articles ne devront pas dépasser 20 pages imprimées. Les clichés photographiques sont à la charge des auteurs.

Les manuscrits, dactylographiés en double interligne au recto seulement de feuilles numérotées, seront présentés sous leur forme définitive, et rigoureusement soignés dans le fond comme dans la forme. Ils seront fournis en 3 exemplaires (texte et figures). Les noms propres devront être en capitales ou souligné d'un double trait. Le titre du manuscrit devra être suivi du prénom et du nom du ou de chacun des auteurs, de leur adresse, ainsi que de l'adresse du laboratoire dans lequel le travail a été effectué. Les auteurs éviteront, sauf nécessité impérieuse, les abréviations autres qu'usuelles ; les notes infrapaginales, exceptionnelles et courtes, seront numérotées de 1 à *n* du début de l'article à la fin. Les références bibliographiques seront groupées à la fin du texte dans l'ordre alphabétique des noms d'auteurs ; elles devront être conformes au modèle suivant :

DE BACH (P.) et SUNDBY (R.A.), 1963. — Competitive displacement between ecological homologues. *Hilgardia*, 34, p. 105-166.

Le titre des périodiques sera abrégé d'après les règles internationales de nomenclature (*World list of scientific publications*, 4^e édition). Tout article de plus de 4 pages imprimées sera précédé d'un résumé en anglais ou en allemand. Ce résumé sera conforme au Code du bon usage en matière de publications scientifiques (UNESCO/NS/177).

Les dessins, exécutés à l'encre de Chine sur papier calque, bristol ou carte à gratter, ainsi que les photos, devront être groupés de façon à éviter le plus possible des frais de mise en page. La réduction souhaitée sera indiquée sur chaque figure. On évitera de fournir des données chiffrées à la fois sous forme de tableaux et de graphiques. Les manuscrits qui ne seront pas présentés suivant ces normes seront renvoyés à leurs auteurs.

Un jeu d'épreuves accompagnées des illustrations est envoyé aux auteurs qui devront retourner l'ensemble après correction et indication de l'emplacement souhaité pour les figures, au plus tard dans un délai de dix jours.

Les membres de la Société peuvent publier dans le Bulletin des travaux originaux, et des mises au point sur des sujets se rapportant aux divers domaines de l'Écologie Générale et Appliquée. Les manuscrits doivent être envoyés au Secrétaire Général.

SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE

C/O Secrétariat Faune-Flore
57, rue Cuvier
75231 PARIS CEDEX
Tél. 336.54.22

C.C.P. 30 279 62 D LA SOURCE

N.B. Le Conseil de la Société d'Écologie a décidé de maintenir les adhésions et abonnements au même tarif que pour 1983. Cet effort financier ne pourra être poursuivi que si le nombre de nos abonnés augmente.

TARIF DU BULLETIN D'ÉCOLOGIE POUR 1984

			Librairies 10 % de remise
FRANCE	Abonnement par un particulier (cotisation incluse)	230 F	
	Abonnement par une collectivité (organisme public ou privé) ..	380 F	340 F
Pays de la CEE	Abonnement par un particulier	300 F	
	Abonnement par une collectivité	400 F	360 F
	Cotisation simple de membre	50 F	

IMPORTANT : Toutes les cotisations doivent être payées directement et de façon impersonnelle à la **SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE**.

